

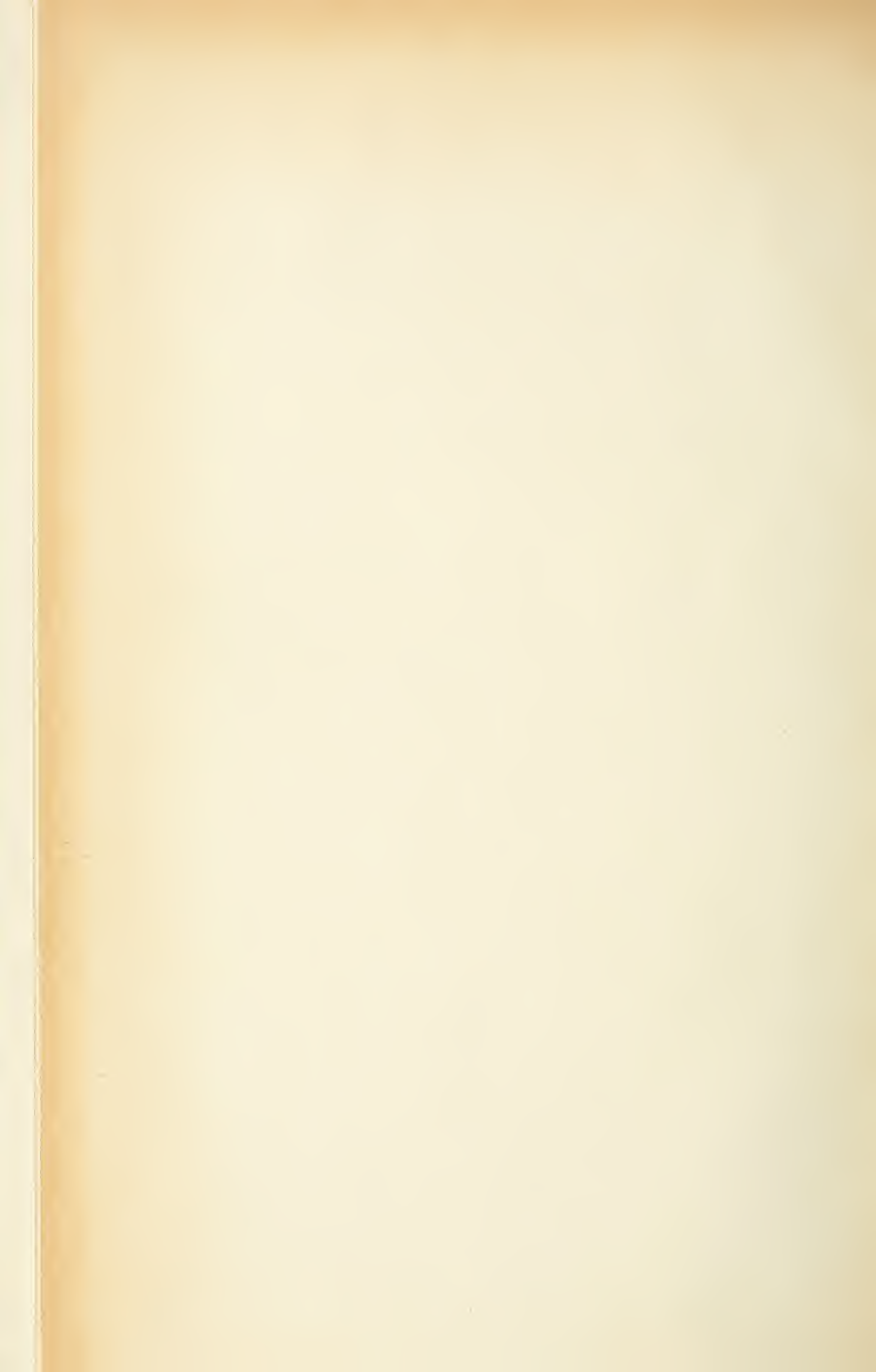












Beihefte

zum

Botanischen Centralblatt.

Original-Arbeiten.

Herausgegeben

von

Geh. Regierungsrat Prof. Dr. O. Uhlworm
in Bamberg.

Band XXXV.

Erste Abteilung:
Anatomie, Histologie, Morphologie und Physiologie der Pflanzen.

Mit 1 Tafel und 155 Abbildungen im Text.

1918
Verlag von C. Heinrich
Dresden-N.



Inhalt.



Beihefte

zum

Botanischen Centralblatt.

Original-Arbeiten.

Herausgegeben

von

Geh. Regierungsrat Prof. Dr. O. Uhlworm
in Berlin.

Band XXXV.

Erste Abteilung:
Anatomie, Histologie, Morphologie und Physiologie der Pflanzen.

Heft 1.

1917
Verlag von C. Heinrich
Dresden-N.

Ausgegeben am 6. Oktober 1917.

Inhalt.

Die Beiträge erscheinen in zwangloser Folge. Jeder Band umfaßt 3 Hefte. Preis des Bandes M. 16.—.

Zu beziehen durch alle Buchhandlungen oder direkt vom Verlage C. Heinrich, Dresden-N.

Zusendungen von Manuskripten und Anfragen redaktioneller Art werden unter der Adresse: Geh. Regierungsrat Professor Dr. O. Uhlworm, Berlin W., Hohenzollerndamm 4, mit der Aufschrift „Für die Redaktion der Beihefte zum Botanischen Centralblatt“ erbeten.

Über den Einfluß des Lichtes auf einige Wasserpflanzen.

Von

Betty Schloss-Weill, Frankfurt a. M.

Mit 22 Abbildungen im Text.

Die Wasserpflanzen weisen im Vergleich mit den Landpflanzen verschiedene Eigentümlichkeiten auf, die zum größten Teil darauf zurück zu führen sind, daß sie sich an ein anderes Medium angepaßt haben. Viele Botaniker haben sich mit den Wasserpflanzen beschäftigt, so daß im Laufe der Zeit eine ziemlich große Literatur über diese Pflanzen entstanden ist. Besonders hervorzuheben sind die Werke von Schenck[1]) und Glück[2]), weil sie sich in zusammenfassender Weise eingehend mit der Morphologie, Anatomie und Biologie dieser Gewächse befassen. Über die Reizphysiologie der Wasserpflanzen gibt es nur wenige Abhandlungen; die erste ist die Arbeit von Prof. M. Möbius[3]): „Über einige an Wasserpflanzen beobachtete Reizerscheinungen," die mir die Anregung zu meinen Untersuchungen gab. Da die hierin geschilderten Versuche nur kurze Zeit über angestellt worden waren und dadurch Manches nicht berücksichtigt werden konnte, so schien es wünschenswert, die Erscheinungen aufs Neue zu beobachten und die Versuche zu ergänzen.

Die Arbeit von Möbius zerfällt in 2 Teile. Der erste Teil behandelt den Einfluß des Lichtes auf das Längenwachstum der Sprosse einiger Wasserpflanzen und die damit verbundenen Bewegungserscheinungen, während sich der zweite Teil mit dem Einfluß des Lichtes auf die Wurzelbildung bei *Elodea canadensis* befaßt. Da sich bei meinen Untersuchungen von *Elodea* nichts wesentlich Neues zeigte und nur das bereits Gefundene bestätigt werden konnte, so wird sich meine Arbeit auf die von Möbius im ersten Teile behandelte Erscheinung beschränken.

---

[1]) Schenck, H., Die Biologie der Wassergewächse. Bonn 1886; Vergleichende Anatomie der submersen Gewächse. Cassel 1886.

[2]) Glück, H., Biologische und morphologische Untersuchungen über Wasser- und Sumpfgewächse. Jena, I. 1905, II. 1906, III. 1911.

[3]) Möbius, M., Biolog. Zentralbl. Bd. XV. 1895.

Das zu diesen Untersuchungen benutzte Material habe ich teils selbst im Freien gesammelt, teils dem hiesigen botanischen Garten entnommen oder aus einer hiesigen Wasserpflanzenhandlung bezogen.

Da ich den größten Teil der Untersuchungen mit dem rauhen Hornblatt (*Ceratophyllum demersum L.*) ausführte, so beschäftigt sich meine Arbeit hauptsächlich mit dieser Pflanze. Ich habe ihr Verhalten im Dunkeln beobachtet, den Einfluß äußerer Faktoren auf dieses Verhalten geprüft, die Erscheinungen zu erklären gesucht und einen Vergleich mit anderen Wasserpflanzen gezogen.

I. Verhalten von Ceratophyllum in der Dunkelheit.

Hält man abgeschnittene, im Wasser aufrecht schwimmende Sprosse von *Ceratophyllum demersum* im Dunkeln, so haben sie nach einigen Tagen ein ganz verändertes Aussehen.

1. Die Internodien haben sich so gestreckt, daß der ganze Sproß 3—4 mal so lang ist als zuvor.



Fig. 1. *Ceratophyllum*, 8 Tage am Licht, 7,1 cm lang; 1 cm Zuwachs.



Fig. 2. *Ceratophyllum*, 8 Tage im Dunkeln, 12,7 cm lang; 5,2 cm Zuwachs.

2. Die Blätter, die im gewöhnlichen Zustande hyponastisch nach oben gerichtet sind, haben sich in einem weiten Bogen epinastisch nach unten umgeschlagen, so daß die Hauptteile der Blätter dem Stengel parallel stehen, während die Spitzen etwas nach außen zeigen. Bei dieser Erscheinung behält die Pflanze ihre grüne Farbe bei, auch wenn sie lange Zeit in der Dunkelheit bleibt. Die am Licht stehenden Kontrollexemplare haben in

derselben Zeit keinen oder nur einen sehr geringen Zuwachs und keine andere Veränderung erfahren.

Das verschiedene Aussehen der *Ceratophyllum*-Sprosse am Licht und im Dunkeln stellen Figur 1 und Figur 2 dar, wobei aber Figur 2 fast auf die Hälfte verkleinert ist.

Tabelle I.

Datum	Länge des ganzen Sprosses	
	Im Dunkeln	Am Licht
11. Januar 1915	7,0 cm	7,0 cm
12. „	7,1 „	7,0 „
13. „	7,2 „	7,0 „
14. „	7,4 „	7,0 „
15. „	7,6 „	7,0 „
16. „	8,8 „	7,0 „
17. „	10,0 „	7,0 „
18. „	11,4 „	7,1 „
19. „	12,2 „	7,1 „
20. „	13,1 „	7,1 „
21. „	13,8 „	7,1 „
22. „	14,0 „	7,1 „
23. „	14,0 „	7,1 „
24. „	14,1 „	7,1 „
25. „	14,2 „	7,1 „
26. „	14,2 „	7,1 „
27. „	14,2 „	7,1 „
28. „	14,2 „	7,1 „
29. „	14,2 „	7,1 „
30. „	14,2 „	7,1 „
31. „	14,2 „	7,1 „
1. Februar 1915	14,3 „	7,1 „
2. „	14,4 „	7,2 „
3. „	14,6 „	7,2 „
4. „	15,2 „	7,2 „
5. „	15,6 „	7,2 „
6. „	15,7 „	7,2 „
7. „	15,9 „	7,2 „
8. „	16,1 „	7,2 „
9. „	16,2 „	7,2 „
10. „	16,7 „	7,2 „
11. „	18,7 „	7,2 „
12. „	20,3 „	7,2 „
13. „	22,4 „	7,2 „
14. „	23,2 „	7,2 „
15. „	24,1 „	7,2 „
16. „	24,9 „	7,2 „
17. „	25,1 „	7,2 „
18. „	25,1 „	7,2 „
19. „	25,3 „	7,2 „
20. „	25,3 „	7,2 „
21. „	25,3 „	7,2 „
22. „	25,3 „	7,2 „
	Zuwachs 18,3 cm	Zuwachs 0,2 cm

Wenn wir dieses Verhalten in der Dunkelheit genauer untersuchen wollen, so müssen wir die zwei Einzelerscheinungen getrennt

behandeln, und zwar wollen wir uns zunächst mit der Verlängerung der Hauptsprosse beschäftigen. Die Streckung im Dunkeln ist immer so stark, daß die einzelnen Blattkreise weit auseinander rücken, wodurch die einzelnen Internodien deutlich sichtbar werden. Für gewöhnlich sind diese garnicht zu sehen, da sie von den dicht aufeinander liegenden Blättern verdeckt werden. Das typische Verhalten der *Ceratophyllum*-Sprosse[1]) will ich an Hand eines der vielen Beispiele eingehend schildern.

Von zwei *Ceratophyllum*-Sprossen von 7 cm Länge wurde der eine an ein Nordfenster, der andere in einen Dunkelschrank in einem ungeheizten Zimmer im Monat Januar gestellt. Ihr Wachstum während 42 Tagen zeigt Tabelle I.

Tabelle II.

Datum	Länge des ganzen Sprosses	
	Am Licht (früher dunkel)	Im Dunkeln (früher hell)
22. Februar 1915	25,3 cm	7,2 cm
23. „	25,3 „	7,4 „
24. „	25,3 „	8,6 „
25. „	25,3 „	9,2 „
26. „	25,3 „	10,0 „
27. „	25,3 „	10,2 „
28. „	25,3 „	10,6 „
1. März 1915	25,3 „	11,0 „
2. „	25,3 „	11,0 „
3. „	25,3 „	11,0 „
4. „	25,3 „	11,2 „
5. „	25,3 „	11,4 „
6. „	auseinander gefallen	11,4 „
7. „		11,6 „
8. „		11,6 „
9. „		11,7 „
10. „		11,7 „
11. „		11,7 „
12. „		11,8 „
16. „		11,9 „
22. „		12,2 „
28. „		12,6 „
31. „		13,0 „
	Zuwachs 0,0 cm	Zuwachs 5,8 cm

Aus dieser Tabelle ist zu ersehen, daß das Dunkelexemplar in den 42 Tagen von 7,0 auf 25,3 cm gewachsen ist. Es hat also einen Zuwachs von 18,3 cm erfahren, d. h. es hat sich 261 % oder auf das 3–4 fache gestreckt. Dagegen ist das Lichtexemplar in derselben Zeit um 0,2 cm gewachsen, es hat sich also nur um rund 3 % gestreckt. Diese Zahlen zeigen den großen Unter-

[1]) Jeder Versuch wurde mehrere Mal wiederholt, und es wurden immer verschiedene Exemplare zu gleicher Zeit beobachtet. Die Tabellen geben nur besonders charakteristische Versuche an, die aber nicht vereinzelt dastehen.

schied zwischen dem Wachstum im Dunkeln und im Hellen. Dieser ist aber auch schon nach einiger Zeit zu beobachten, so zeigt Figur 3 die beiden Sprosse nach 10 Tagen, nämlich am 21. Januar. Sproß A ist 13,8 cm lang, also fast doppelt so groß als ursprünglich, während Sproß B sich erst um 0,1 cm gestreckt hat und nur 7,1 cm lang ist.

Um zu sehen, ob der Sproß, der die 42 Tage im Dunkelschrank gestanden hatte, auch am Licht sein Wachstum fortsetzt,



B *A*

Fig. 3. Dieselben Sprosse wie auf Fig. I und II nach 10 Tagen; *A* ist im Dunkeln 14,3 cm lang geworden, *B* ist noch 7,1 cm lang.

wurde dieser an ein Nordfenster gebracht. Die Pflanze, die vorher im Hellen gestanden hatte, wurde dagegen ins Dunkle gesetzt. Es ergab sich, daß der Sproß am Licht nicht mehr weiter wuchs; leider konnte das Exemplar nur 11 Tage beobachtet werden, weil es dann auseinanderfiel. Die Pflanze, die früher im Hellen gestanden hatte, fing im Dunkeln gleich zu wachsen an und streckte sich von 7,2 auf 13,0 cm innerhalb 36 Tagen. Ihr Wachstum ist aus Tabelle II genau zu ersehen.

Ein noch stärkeres Wachstum zeigt folgendes Beispiel: ein Sproß, der 4,3 cm lang war, erreichte eine Länge von 37,7 cm, nachdem er 50 Tage im Dunkelschrank gestanden hatte. Seinen täglichen Zuwachs gibt folgende Tabelle an.

Tabelle III.

Datum	Länge des ganzen Sprosses im Dunkeln
29. Januar 1915	4,3 cm
30. "	4,7 "
31. "	5,0 "
1. Februar 1915	5,3 "
2. "	6,5 "
3. "	7,0 "
4. "	7,6 "
5. "	8,0 "
6. "	8,6 "
7. "	9,0 "
8. "	9,4 "
9. "	9,8 "
10. "	10,5 "
11. "	11,3 "
12. "	12,2 "
13. "	13,9 "
14. "	15,0 "
15. "	16,0 "
16. "	16,6 "
17. "	17,8 "
18. "	19,6 "
19. "	21,4 "
20. "	23,6 "
21. "	25,9 "
22. "	27,7 "
23. "	29,8 "
24. "	30,9 "
25. "	31,9 "
26. "	33,0 "
27. "	33,7 "
28. "	34,2 "
1. März 1915	34,9 "
2. "	35,5 "
3. "	36,0 "
4. "	36,0 "
5. "	37,0 "
6. "	37,0 "
7. "	37,0 "
8. "	37,0 "
9. "	37,2 "
10. "	37,2 "
11. "	37,4 "
12. "	37,5 "
13. "	37,5 "
14. "	37,5 "
15. "	37,5 "
16. "	37,7 "
17. "	37,7 "
18. "	37,7 "
	Zuwachs 33,4 cm

Dieser Sproß hat also einen Zuwachs von 33,4 cm erfahren, d. h. er hat sich um 777 % oder fast das achtfache verlängert.

Die Erscheinung, daß im Dunkeln ein stärkeres Längenwachstum eintritt als am Licht, ist im allgemeinen nichts Merkwürdiges. Denn es ist bekannt, daß das Licht einen verzögernden Einfluß auf das Längenwachstum der Pflanzen ausübt. Bei *Ceratophyllum* liegen jedoch andere Verhältnisse vor, als bei den im Boden wurzelnden und an der Luft wachsenden Pflanzen. Bei den letztgenannten Gewächsen sind es nämlich nur die unter der Endknospe neugebildeten Internodien, die sich in der Dunkelheit in abnormer Weise strecken unter der als Etiolement bekannten Erscheinung. Bei *Ceratophyllum* hingegen wachsen alle vorhandenen Internodien, und zwar verlängern sich die älteren am meisten in der Dunkelheit. Dies veranschaulicht folgende genaue Messung.

Von 2 Sprossen von 5,2 cm Länge wurde der eine im Dunkeln gehalten, während der andere in der gleichen Zeit an einem Nordfenster stand. Nach 40 Tagen zeigte das Hellexemplar einen ganz kleinen Zuwachs, der, wie die genauen Messungen ergaben, durch ein Wachstum an der Endknospe hervorgerufen worden war. Das Dunkelexemplar hatte sich dagegen um 19,3 cm gestreckt. Folgende Tabelle gibt die genauen Maße an, woraus sich deutlich ersehen läßt, welche Internodien das Hauptwachstum verursachten. Ich glaube, daß der besseren Übersicht wegen die Angabe der Anfangs- und Endmaße genügen.

Tabelle IV.

Internodien[1])	Länge der Internodien		
	10. März 1915	19. April 1915	Gesamtzuwachs
14.	0,8 cm	1,0 cm	0,2 cm
13.	0,1 „	0,8 „	0,7 „
12.	0,2 „	1,4 „	1,2 „
11.	0,3 „	1,8 „	1,5 „
10.	0,4 „	2,1 „	1,7 „
9.	0,4 „	2,3 „	1,9 „
8.	0,4 „	2,3 „	1,9 „
7.	0,4 „	2,2 „	1,8 „
6.	0,5 „	2,3 „	1,8 „
5.	0,4 „	2,3 „	1,9 „
4.	0,4 „	2,4 „	2,0 „
3.	0,4 „	2,0 „	1,6 „
2.	0,4 „	1,5 „	1,1 „
1.	0,1 „	0,1 „	0,0 „
Länge des Sprosses:	5,2 cm	24,5 cm	19,3 cm

Hieraus ist klar ersichtlich, daß die älteren Internodien den größten Zuwachs erfahren. Die Größe der Streckung nimmt von dem

[1]) Die Bezeichnung der Internodien erfolgte nach einer Zählung vom basalen Ende des Sprosses an, und unter dem 14. Internodium verstehe ich die ganze Endknospe.

unteren Ende an gerechnet immer mehr ab, wenn man von den untersten Gliedern absieht. Während die jungen Internodien einen Zuwachs von 0,2; 0,7; 1,2 cm zeigen, haben sich die älteren in derselben Zeit um 1,8; 1,9; 2,0 cm gestreckt. Der Zuwachs nimmt nicht ganz regelmäßig ab; es kommen, wie die Tabelle zeigt, kleine Unregelmäßigkeiten vor.

Der Zuwachs, den die einzelnen Glieder erfahren, wird durch Streckung der einzelnen Zellen des ganzen Internodiums hervorgerufen, was Längsschnitte durch den Stengel deutlich zeigen. Die

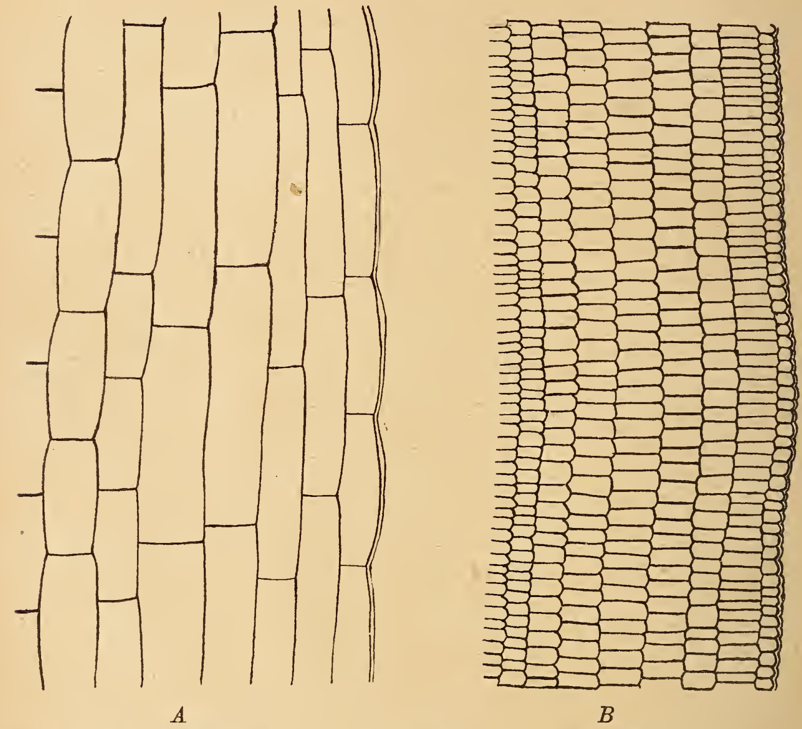


Fig. 4 u. 5. Längsschnitte durch den Stengel *A* eines im Dunkeln, *B* eines am Licht gehaltenen Ceratophyllum-Sprosses. 90 fach vergrößert.

Figuren 4 und 5 stellen Stücke von Längsschnitten dar und zwar A von einer im Dunkeln, B von einer am Licht gehaltenen Pflanze.

Die Zellen bei B sind zum Teil quadratisch, die meisten aber sind breiter als lang, und zwar sind einige 2—3 mal so breit als lang. Sie haben eine Länge von 17,1 — 25,7 μ, bei einer Breite von 34,2—77,1 μ. Die Zellen bei A sind 2,5—5 mal so lang als breit, denn sie haben sich auf 128,3—256,5 μ gestreckt, während sie die Breite von 51,3 μ beibehalten haben. Das ist ein Beweis dafür, daß unter dem Einfluß der Dunkelheit die einzelnen Zellen eine bedeutende Streckung erfahren haben, wodurch die enorme Verlängerung der Internodien hervorgerufen

wurde. Nur durch dieses ungeheuer starke Wachstum der Zellen ist es möglich, daß die Sprosse im Dunkeln sich so stark verlängert haben.

Tabelle V.

Datum	Verhalten der Blätter.	
	Im Dunkeln	Am Licht
11. Januar 1915	Bl. nach oben ganz geschl.	Bl. nach oben ganz geschl.
12. „	„ „ „ „ „	„ „ „ „ „
13. „	„ wagrecht geöffnet	„ „ „ „ „
14. „	„ „ „	„ „ „ „ „
15. „	„ „ „	„ „ „ „ „
16. „	„ etwas umgeschlagen	„ „ „ „ „
17. „	„ „ „	„ „ „ „ „
18. „	„ ganz umgeschlagen	„ „ „ „ „
19. „	„ „ „	„ „ „ „ „
20. „	„ „ „	„ „ „ „ „
21. „	„ „ „	„ „ „ „ „
22. „	„ „ „	„ „ „ „ „
23. „	„ etwas nach oben	„ „ „ „ „
24. „	„ noch etwas mehr nach oben	„ „ „ „ „
25. „	„ „ „ „ „ „	„ „ „ „ „
26. „	„ „ „ „ „ „	„ „ „ „ „
27. „	„ „ „ „ „ „	„ „ „ „ „
28. „	„ fast wagrecht	„ „ „ „ „
29. „	„ „ „	„ „ „ „ „
30. „	„ „ „	„ „ „ „ „
31. „	„ „ „	„ „ „ „ „
1. Februar 1915	„ „ „	„ „ „ „ „
2. „	„ „ „	„ „ „ „ „
3. „	„ „ „	„ „ „ „ „
4. „	„ „ „	„ „ „ „ „
5. „	„ „ „	„ „ „ „ „
6. „	„ „ „	„ „ „ „ „
7. „	„ „ „	„ „ „ „ „
8. „	„ ganz nach unten umgeschl.	„ „ „ „ „
9. „	„ „ „ „ „	„ „ „ „ „
10. „	„ „ „ „ „	„ „ „ „ „
11. „	„ „ „ „ „	„ „ „ „ „
12. „	„ „ „ „ „	„ „ „ „ „
13. „	„ „ „ „ „	„ „ „ „ „
14. „	„ „ „ „ „	„ „ „ „ „
15. „	„ „ „ „ „	„ „ „ „ „
16. „	„ „ „ „ „	„ „ „ „ „
17. „	„ „ „ „ „	„ „ „ „ „
18. „	„ „ „ „ „	„ „ „ „ „
19. „	„ „ „ „ „	„ „ „ „ „
20. „	„ „ „ „ „	„ „ „ „ „
21. „	„ „ „ „ „	„ „ „ „ „
22. „	„ „ „ „ „	„ „ „ „ „

Dieses Strecken der Zellen erfolgt in den ganzen Internodien gleichmäßig, was auch äußerlich zu erkennen ist, da der Stengel überall gleich dick ist und im Dunkeln eine gleichmäßige Färbung erhalten hat; auch waren Tuschestriche, die im Abstand von

1 mm angebracht worden waren, nach der Streckung noch gleich weit von einander entfernt. Diese Tatsache ist nicht ohne weiteres anzunehmen, denn es könnte auch nur am basalen Teile der einzelnen Internodien ein Wachstum stattfinden, wie es bei Landpflanzen häufig auftritt. Die Glieder der Sprosse, die am Licht gewachsen sind, sehen bräunlich-grün aus, während die der verdunkelten Sprosse eine hellere Färbung angenommen haben. Da ihre Zellen sich so sehr gestreckt haben, so ist nun das vorhandene Chlorophyll auf ein größeres Stück verteilt, aber nicht vermehrt worden, und dadurch sehen die Internodien heller aus. Im Stengel der Sprosse, die im Hellen stehen, ist in zahlreichen Zellen Anthocyan eingelagert, was die bräunliche Färbung hervorruft; im Dunkeln ist dieses verschwunden.

Die andere merkwürdige Erscheinung bei *Ceratophyllum* ist das Umschlagen seiner Blätter in der Dunkelheit. Im normalen Zustande, am Licht, stehen die Blätter nach oben, so daß ihre Unterseite nach außen gekehrt ist. Sie legen sich so dicht aneinander, daß man von einer Stellung sprechen kann, wie sie von den zu einer Endknospe zusammenschließenden obersten Blättern einer Landpflanze gebildet wird. Hält man die Sprosse einige Zeit im Dunkeln, so sieht man bald, daß die unteren Blätter mehr und mehr auseinander rücken, bis sie allmählich wagrecht gegen den Stengel zu stehen kommen. Dann bewegen sie sich noch weiter und sind in kurzer Zeit so weit gebogen, daß sie nach unten umschlagen, indem ihre Oberseite nach außen gerichtet ist. Die Bewegung geht weiter, bis der Hauptteil der Blätter dem Stengel parallel steht, und die Spitzen zeigen dann etwas nach außen. Während dieser Zeit haben sich die oberen Blätter auch bewegt, und diese schlagen auch nach einander der Reihe nach um. Bald haben alle Blätter, bis auf die unausgebildeten in der Endknospe, diese Bewegung ausgeführt, so daß der ganze Sproß so aussieht, wie es Figur 2 darstellt.

Eine genaue Angabe, in welcher Zeit diese einzelnen Bewegungen erfolgen, ergibt sich aus Tabelle V. Es ist hier derselbe Sproß benutzt, der die Tabelle für die Streckung des Hauptsprosses (S. 3) geliefert hat.

Diese Dunkelpflanze hat nach 2 Tagen ihre Blätter geöffnet und nach 6 Tagen ganz zurückgeschlagen[1]). Dann traten im Laufe der nächsten Tage einige kleine Schwankungen ein, auf die ich weiter unten näher eingehen werde. Im großen und ganzen blieben aber die Blätter vom 8. Tage an, während 36 Tagen, ganz umgeschlagen. Die Blätter der Hellpflanze führten gar keine Bewegungen aus, sie blieben die ganzen Tage über nach der Spitze zu ganz geschlossen, wie zu einem Schopfe gehäuft.

Wie ich schon früher erwähnte, wurden die 2 Exemplare noch weiter beobachtet, und zwar wurde das aus dem Dunkelschrank an ein Nordfenster gestellt, und das andere kam ins Dunkele. Ihr Verhalten zeigt folgende Tabelle.

---

[1]) Diese Stellung zeigt Figur 2 auf S. 2.

Tabelle VI.

Datum	Verhalten der Blätter.	
	Am Licht (früher dunkel)	Im Dunkeln (früher hell)
22. Februar 1915	Bl. ganz umgeschlagen (Hell gestellt)	Bl. nach der Spitze geschl. (Dunkel gestellt)
23. "	" " "	" wagrecht
24. "	" " "	" ganz umgeschlagen
25. "	" " "	" " " (Hell gest.)
26. "	" " "	" wagrecht
27. "	" offener	" "
28. "	" "	" nach oben
1. März 1915	" "	" " " (vors Fenster dunkel gestellt)
2. "	" "	
3. "	" beinahe wagrecht	" nach oben
4. "	" wagrecht	" " "
5. "	" auseinander gefallen	" " "
6. "		" " "
7. "		" " "
8. "		" " "
9. "		" " "
10. "		" " "
11. "		" " "
12. "		" " "
16. "		" " "
22. "		" " "
28. "		" " "
31. "		" " "

Der Sproß, der am Licht in 42 Tagen keinerlei Bewegung der Blätter ausgeführt hatte, bewegte sie in der Dunkelheit schon gleich, und nach 2 Tagen waren alle Blätter umgeschlagen, wie es Figur 6 zeigt. Zur Veranschaulichung ist Figur 1 dazu gestellt.

Hierauf wurde die Pflanze wieder ins Helle gebracht, und, nachdem sie einen Tag am Licht zugebracht hatte, standen ihre Blätter alle wagrecht vom Stengel ab. Nach weiteren zwei Tagen waren die Blätter nach der Spitze zu gerichtet wie ursprünglich, nur folgten die einzelnen Blattkreise nicht mehr so dicht aufeinander. In diesem Zustand wurde der Sproß vor das Fenster gestellt und verdunkelt. Hier blieb er einen Monat, und während der ganzen Zeit trat keinerlei Veränderung mehr ein[1]. Die Pflanze, die zuvor dunkel stand, stellte im Licht allmählich ihre Blätter wagrecht. Sie konnte nicht länger beobachtet werden, weil sie auseinanderfiel. Andere Versuche ergaben, daß die Sprosse fähig sind, am Licht wieder ihre alte Blattstellung zu erlangen, sie brauchen hierzu mehr Zeit, als zum umgekehrten Vorgang. Weitere Versuche zeigten, daß man die Pflanzen beliebig oft aus der Dunkelheit ins Licht und umgekehrt bringen kann, und daß

[1]) Auf dieses Verhalten werde ich später noch ausführlich eingehen, wenn ich auf den Einfluß der Temperatur zu sprechen komme.

dabei jedesmal die entsprechende Reaktion in ungefähr gleicher Zeit eintritt.

Tabelle VII.

Datum	Verhalten der Blätter in der Dunkelheit.
29. Januar 1915	Blatt nach der Spitze geschlossen
30. „	„ offen
31. „	„ wagrecht
1. Februar 1915	„ ganz umgeschlagen
2. „	„ „ „
3. „	„ „ „
4. „	„ „ „
5. „	„ „ „
6. „	„ „ „
7. „	„ „ „
8. „	„ „ „
9. „	„ „ „
10. „	„ „ „
11. „	„ „ „
12. „	„ „ „
13. „	„ „ „
14. „	„ „ „
15. „	„ „ „
16. „	„ „ „
17. „	„ etwas nach oben gebogen
18. „	„ „ „ „ „
19. „	„ beinahe wagerecht
20. „	„ „ „
21. „	„ „ „
22. „	„ „ „
23. „	„ „ „
24. „	„ „ „
25. „	„ „ „
26. „	„ „ „
27. „	„ „ „
28. „	„ „ „
1. März 1915	„ wieder ganz umgeschlagen
2. „	„ „ „ „
3. „	„ „ „ „
4. „	„ „ „ „
5. „	„ „ „ „
6. „	„ „ „ „
7. „	„ „ „ „
8. „	„ „ „ „
9. „	„ „ „ „
10. „	„ „ „ „
11. „	„ „ „ „
12. „	„ „ „ „
13. „	„ „ „ „
14. „	„ „ „ „
15. „	„ „ „ „
16. „	„ „ „ „
17. „	„ „ „ „
18. „	„ „ „ „

Die beiden Tabellen V und VI lehren, daß eine Pflanze, die längere Zeit im Dunkeln wächst, nicht gleich nach dem Umschlagen der Blätter ruhig bleibt, sondern noch einige Bewegungen

ausführt, die als Nachwirkungen aufzufassen sind. Dies zeigt noch deutlicher Tabelle VII, die der Tabelle III (S. 6) analog ist und daher die Blattstellung für denselben Sproß im Dunkeln angibt.

Die längere Beobachtung vieler solcher Dunkelexemplare ergab, daß diese Nachwirkungen periodisch verlaufen. In der Zeit, in welcher ich das meiste Material darüber gesammelt hatte, es war im Monat Februar, brauchten die Pflanzen 3 Tage, um ihre Blätter im Dunkeln ganz umzuschlagen. Nach weiteren 3—4 Tagen



Fig. 6. Ceratophyllumsproß von Fig. 1, der erst 42 Tage am Licht gestanden hat, hat nach 2 Tagen im Dunkeln seine Blätter umgeschlagen.



Fig. 6*. *Ceratophyllum*, 8 Tage am Licht 7,1 cm lang; 1 cm Zuwachs.

waren die Blätter dann nicht mehr ganz zurückgeschlagen, sondern sie waren nach oben etwas vom Stengel weg gehoben, wie es Figur 7 zeigt.

Dieses Heben wurde im Laufe der nächsten Tage noch stärker, bis die Blätter nach ungefähr 6 Tagen beinahe wagrecht vom Stengel abstanden. Dies gibt Figur 8 an.

Ganz allmählich gingen die Blätter wieder zurück, so daß sie nach 10—12 Tagen wieder ganz nach unten umgeschlagen waren.

Da die verschiedenen Versuche für diese Nachwirkungen alle zu gleicher Zeit angestellt wurden, so brauchte auf die Temperatur keine Rücksicht genommen zu werden. Zu anderen Jahreszeiten wird wohl die Anzahl der Tage der Periode eine andere sein, worauf ich noch später zu sprechen komme.



B *A*

Fig. 7. Ceratophyllumsprosse von Fig. 1 und 2; *A* zeigt Nachwirkungen; nach 3 Tagen.



B *A*

Fig. 8. Dieselben Sprosse, Nachwirkungen von *A* nach 6 Tagen.

Um diese merkwürdigen Blattbewegungen besser verstehen zu können, muß man die Blätter von *Ceratophyllum* genauer untersuchen. Für gewöhnlich sieht ein altes, ausgewachsenes Blatt so aus, wie es Figur 9 andeutet.

Es ist zweimal gabelig geteilt und besitzt am basalen Ende eine Art Stiel, der sich dadurch von der Blattspreite unterscheidet,

daß er schmäler als diese und bräunlich gefärbt ist, während der obere Teil des Blattes rein dunkelgrün ist. Durch diese andere Färbung hebt er sich deutlich sowohl auf der Ober- als auch auf der Unterseite ab; von dem oberen Teil ist er durch eine scharfe Querlinie abgegrenzt. Das basale Glied ist bei einer

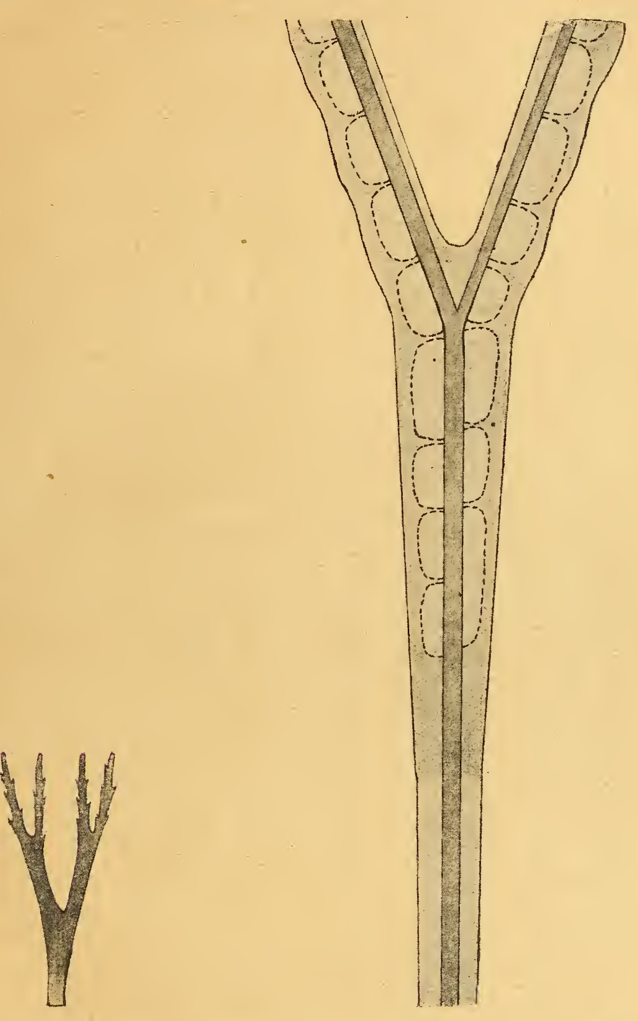


Fig. 9. Ausgewachsenes Ceratophyllumblatt am Licht. Größenverhältnis $^{2}/_{1}$.

Fig. 10. Unterer Teil eines Ceratophyllumblattes bei schwacher Vergrößerung. Größenverhältnis $^{12}/_{1}$.

Gesamtblattlänge von 1,6 cm[1]), 0,2 cm lang und 0,1 cm breit, während der obere Teil des Blattes eine größere Breite aufweist.

---

[1]) Ich gebe hier typische Maße für die alten, ausgewachsenen Blätter an, die ich mmer wieder vorfand.

Mit der Lupe oder schwacher mikroskopischer Vergrößerung gesehen, erhält man ein Bild, wie es in Figur 10 dargestellt ist, das nur die untersten $^3/_4$ des ganzen Blattes angibt.

Es zeigt sich, daß das Gefäßbündel mitten durch das Blatt geht und Lufträume zu dessen beiden Seiten im oberen Teile des Blattes liegen. Von der Gabelung an tritt das Gefäßbündel mehr an die Innenseite des Blattes und beschränkt dadurch die Lufträume auf eine Seite, nämlich auf die äußere. Im basalen Gliede

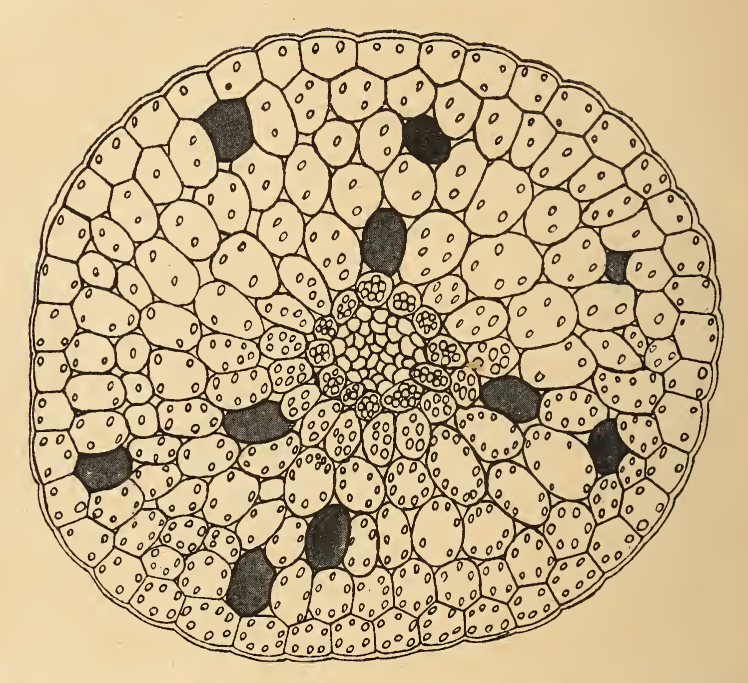


Fig. 11. Querschnitt durch das basale Glied eines Ceratophyllumblattes.
Größenverhältnis $^{150}/_1$.
Die schraffierten Zellen enthalten Anthocyan.

des Blattes sind dagegen gar keine Lufträume vorhanden. Der Hauptteil des Blattes ist dunkelgrün, und am meisten Chlorophyll tritt an der Trennungsstelle des eigentlichen Blattes von dem basalen Teil auf. In diesem wird die grüne Färbung durch eine starke Einlagerung von rotem Farbstoff, dem Anthocyan, so verändert, daß es äußerlich bräunlich erscheint. Außer in diesem Teile des Blattes findet sich Anthocyan noch an anderer Stelle, nämlich da, wo es sich gabelt; und zwar ist der Farbstoff hier an der Innenseite eingelagert.

Den äußeren Unterschieden des basalen Teiles vom übrigen Blatte entsprechen auch die Querschnittsbilder, die Figur 11 und Figur 12 zeigen.

An diesen Schnitten ist das Auftreten von Lufträumen und die Verteilung des Chlorophylls gut zu erkennen. Im basalen Gliede treten die meisten Chlorophyllkörner unmittelbar um das Gefäßbündel herum auf, und sie sind auf der unteren Hälfte des

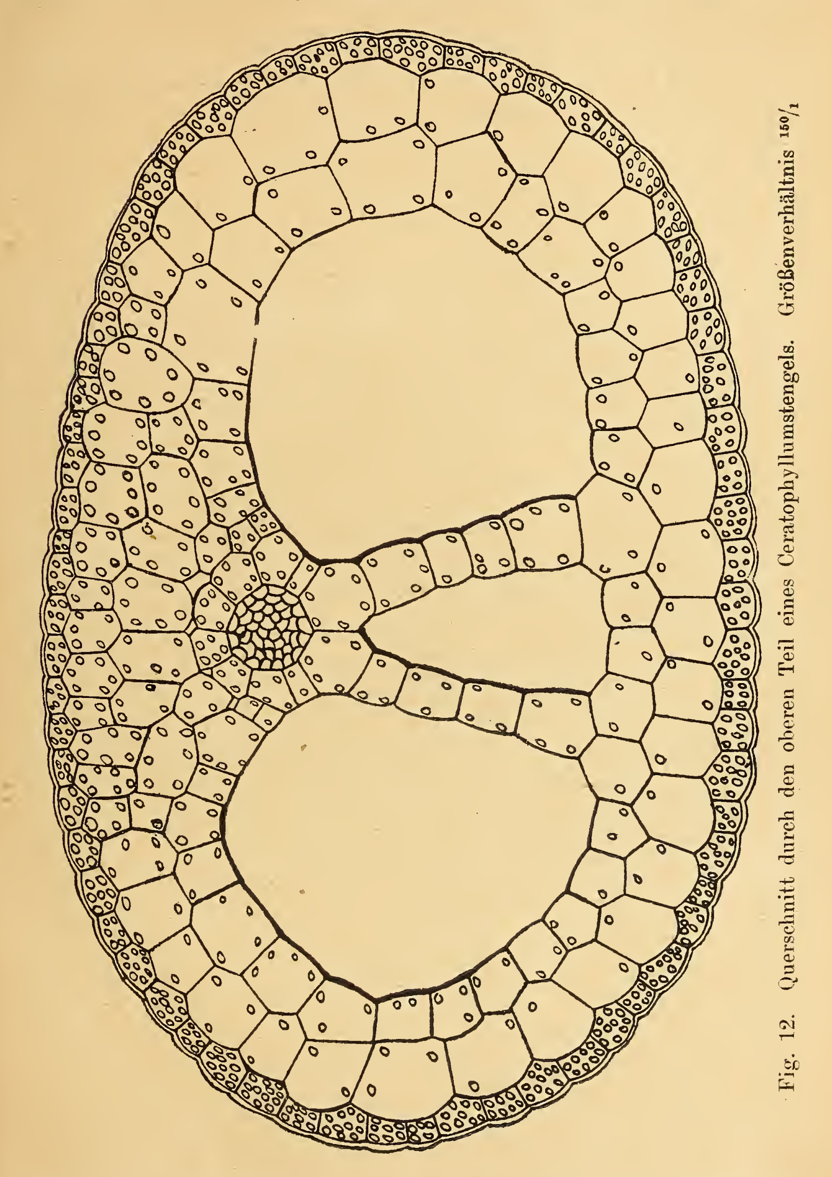


Fig. 12. Querschnitt durch den oberen Teil eines Ceratophyllumstengels. Größenverhältnis $^{150}/_{1}$

Blattes reichlicher vertreten als auf der oberen. Die Verteilung der Chloroplasten in den Zellen auf der Ober- und Unterseite stellt auch der Schnitt dar, der unmittelbar über dem basalen Teile durch das Blatt ausgeführt wurde. Nur ist hier die größte An-

sammlung von Chlorophyllkörnern in der Epidermis, wo sie die ganzen Zellen ausfüllen, während in den anderen Zellen nur einige zerstreut liegen. Im basalen Gliede treten jedoch nur wenige in den Epidermiszellen auf, und der rote Farbstoff ist regellos im Innern auf einige Zellen verteilt. Die jungen Blätter der *Ceratophyllum*-Sprosse sind etwas heller grün gefärbt und zeigen keine so deutliche Abgrenzung des basalen Teiles, weil er bei ihnen noch kein Anthocyan enthält und dadurch dieselbe Färbung wie das Blatt aufweist.

Wenn die Sprosse von *Ceratophyllum* im Dunkeln gehalten werden, so erfahren die Blätter eine Veränderung, sie sehen dann so aus, wie es Figur 13 angibt. Während sich der obere Teil des Blattes nicht verändert hat, denn er ist weder gewachsen, noch ist eine andere Färbung ein-



Fig. 13. Ausgewachsenes Ceratophyllumblatt im Dunkeln. Größenverhältnis $^2/_1$.

getreten, weist das basale Glied eine Änderung auf. Es ist auch jetzt noch deutlich vom übrigen Blatt abgegrenzt, aber nicht durch seine bräunliche Farbe; es ist im Dunkeln weißlich-hellgrün geworden. Außerdem hat der basale Teil in der Dunkelheit meistens einen Zuwachs von 0,1 cm erfahren, der auch bis zu 0,3 cm steigen kann, denn genaue Messungen ergaben, daß er von 0,2 auf 0,3 cm bezw. 0,5 cm gewachsen ist. Durch mikroskopische Untersuchungen ist zu sehen, daß sich seine Zellen deutlich gestreckt haben, und zwar sind die auf der Oberseite stärker gewachsen als die auf der Unterseite, denn nur so kann das Blatt epinastisch gekrümmt werden. Der übrige Teil des Blattes hat sich dagegen garnicht verlängert. Genaue Messungen an Blättern von *Ceratophyllum*-Sprossen, von denen einige am Licht, andere in dem Dunkelschrank standen, ergaben, daß im Hellen gar kein Zuwachs der einzelnen Blätter erfolgt, während sie im Dunkeln etwas wachsen. Diese Verlängerung kommt durch die Streckung der basalen Glieder zustande. Folgende Tabelle gibt die Größe dieses Zuwaches genau an.

Tabelle VIII.

[1]) Blattkreis	Länge der einzelnen Blätter				Zuwachs
	26. IV. 15.	1. V.	12. V.	27. V.	in 31 Tagen
13.	1,0 cm	1,0 cm	1,0 cm	1,0 cm	0,0 cm
12.	1,2 „	1,3 „	1,4 „	1,4 „	0,2 „
11.	1,4 „	1,4 „	1,5 „	1,5 „	0,1 „
10.	1,4 „	1,5 „	1,6 „	1,6 „	0,2 „
9.	1,5 „	1,6 „	1,6 „	1,6 „	0,1 „
8.	1,6 „	1,6 „	1,7 „	1,7 „	0,1 „
7.	1,6 „	1,6 „	1,9 „	1,9 „	0,3 „
6.	1,6 „	1,7 „	1,9 „	1,9 „	0,3 „
5.	1,6 „	1,8 „	1,8 „	1,8 „	0,2 „
4.	1,6 „	1,7 „	1,7 „	1,7 „	0,1 „
3.	1,3 „	1,4 „	1,5 „	1,5 „	0,2 „
2.	1,0 „	1,2 „	1,2 „	1,2 „	0,2 „
1.	0,5 „	0,7 „	0,7 „	0,7 „	0,2 „

Der Sproß, an dem diese Messungen vorgenommen wurden war am 26. April 6,0 cm lang. Am 27. Mai hatte er eine Länge von 23,3 cm. Trotz des starken Wachstums des Sprosses wiesen die Blätter nur einen ganz geringen Zuwachs von 0,1—0,3 cm auf.

Es ergibt sich ferner, daß der rote Farbstoff im Dunkeln aus dem basalen Gliede und aus der Stelle der Gabelung des Blattes verschwunden und im übrigen Blatt regellos verteilt ist.

Das basale Glied ist deshalb wichtig, weil in ihm das eigentliche Umschlagen der Blätter stattfindet. Im Dunkeln wächst es und es tritt Epinastie ein, die das Blatt zwingt, sich nach unten, umzubiegen. Also wird die Bewegung, welche die Blätter von *Ceratophyllum* in der Dunkelheit ausführen, dadurch ermöglicht, daß die einzelnen Blätter eine Art Gelenkzone besitzen, in der sie sich bewegen können Diese Gelenkbildung ist an ganz dünnen Längsschnitten durch einen Stengel mit Blattansatz zu ersehen; Figur 14 veranschaulicht einen solchen.

Auf dieser Zeichnung ist ein Stück Stengel mit Blattansatz eines am Licht gewachsenen *Ceratophyllum*-Sprosses dargestellt. Unter den vielen Zellen, die entweder quadratisch sind oder deren Länge größer ist als die Breite, fallen einige kleine Zellen in der Mitte besonders dadurch auf, daß sie ganz kurz aber breit gezogen sind. Sie stellen deutlich eine Verbindung von der einen Seite des Blattansatzes zur anderen dar. Sie bilden geradezu eine Art Gürtel von kleineren Zellen in der Querrichtung des Blattes, während die nächsten Zellen längsgestreckt sind und die darauffolgenden ganz in der Längsrichtung verlaufen.

Ein Längsschnitt an derselben Stelle durch einen Sproß, der im Dunklen gewachsen ist, weist diese Gelenkzone noch deutlicher auf, was Figur 15 zeigt.

[1]) Die Bezeichnung der Blattkreise erfolgte nach einer Zählung vom basalen Ende des Sprosses an.

In dieser Figur fallen die kleinen Zellen noch mehr auf, weil die anderen Zellen alle stark gewachsen sind.

Zwischen dem Umschlagen der Blätter uud dem Strecken der Internodien in der Dunkelheit besteht ein Zusammenhang. Das stärkste Wachstum der Sprosse zeigt sich nämlich, nachdem die Pflanzen einige Tage im Dunkeln gestanden haben, d. h. nachdem die Blätter ganz zurückgeschlagen sind. So hatte z. B. ein Sproß



Fig. 14. Längsschnitt durch einen Ceratophyllum-Stengel mit Blattansatz am Licht. Bei *g g* Gelenkzone.

täglich einen durchschnittlichen Zuwachs von 0,33 cm erfahren in der Zeit, bis die Blätter ganz zurückgeschlagen waren; dann aber wuchs er täglich um 0,95 cm. Beobachtet man noch genauer die einzelnen Phasen der Bewegung, so kann man feststellen, daß das stärkste Wachstum dann stattfindet, gerade wenn die Pflanze zum zweitenmal ihre Blätter ganz zurückschlägt, nachdem sie sich vor-

her etwas gehoben hatten. So hatte ein Exemplar in den ersten Tagen der Dunkelstellung bis zum vollständigen Umschlagen der Blätter täglich einen durchschnittlichen Zuwachs von 0,73 cm. Dann in den nächsten Tagen, während sich die oberen Blätter etwas hoben, betrug die Streckung täglich 0,87 cm. In den folgenden Tagen hoben sich die unteren Blätter auch etwas, und es

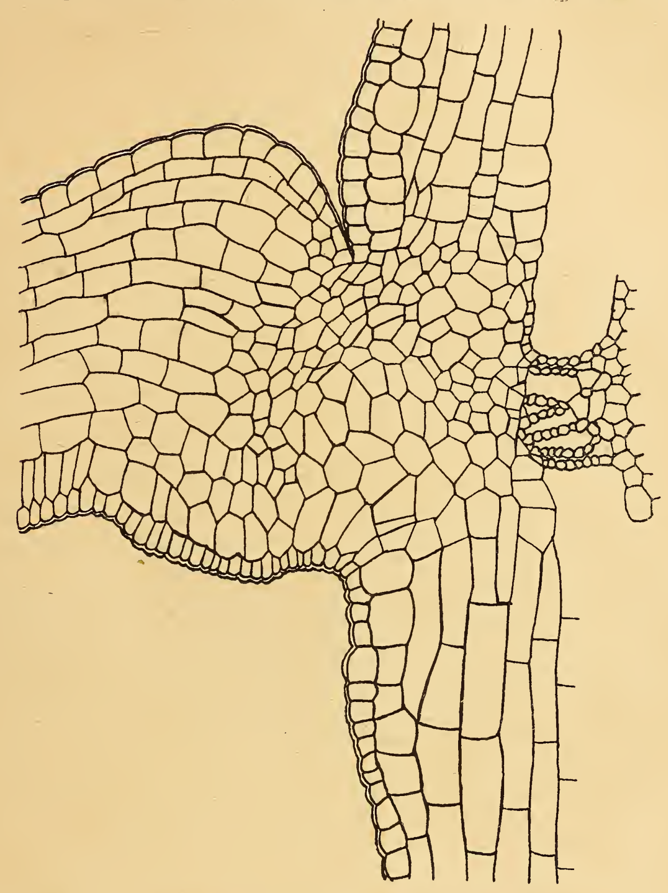


Fig. 15. Längsschnitt durch einen Ceratophyllum-Stengel mit Blattansatz im Dunkeln.

trat ein Wachstum von 1,08 cm täglich ein. Danach schlugen sich alle Blätter wieder zurück, während der Sproß täglich um 1,58 cm wuchs.

Meine Untersuchungen beschränkten sich nicht auf Hauptsprosse von *Ceratophyllum*, sondern ich beobachtete auch Pflanzen, die neue Seitenzweige ausgebildet hatten; dabei zeigte sich Folgendes: Bei den Sprossen, die im Hellen standen, wuchsen die Seitenzweige aufrecht nach oben, meistens parallel der Haupt-

sache. Diese Richtung behielten sie in jeder Größe bei. Sie streckten sich am Licht ziemlich langsam, dagegen war das Wachstum bei den Dunkelexemplaren ein sehr rasches. Noch ein anderer Gegensatz bestand zwischen den Seitenzweigen, die im Hellen, und denen, die im Dunkeln wuchsen; dieser stellte sich in der Richtung dar, welche die neuen Sprosse annahmen. Wenn die Seitenzweige einer Dunkelpflanze noch ganz klein waren, etwa einige mm bis 1 cm lang, standen sie ungefähr in einem Winkel



Fig. 16. Ceratophyllum-Sproß mit Seitenzweigen im Dunkeln nach 4 Tagen.

von 45 Grad nach oben. Dann wuchsen sie weiter und wurden dabei den Blättern, die inzwischen wagrecht vom Stengel abstanden, parallel, d. h. sie stellten sich auch wagrecht ein. Schlugen dann später die Blätter nach unten um, so bogen sich auch die Seitenzweige so, daß ihre Spitzen nach unten hingen. Diese Lage der neuen Sprosse stellt Figur 16 dar.

In dieser Stellung blieben die Seitenzweige einige Zeit, bis sie groß und vor allem kräftig genug waren, um dann die Spitzen

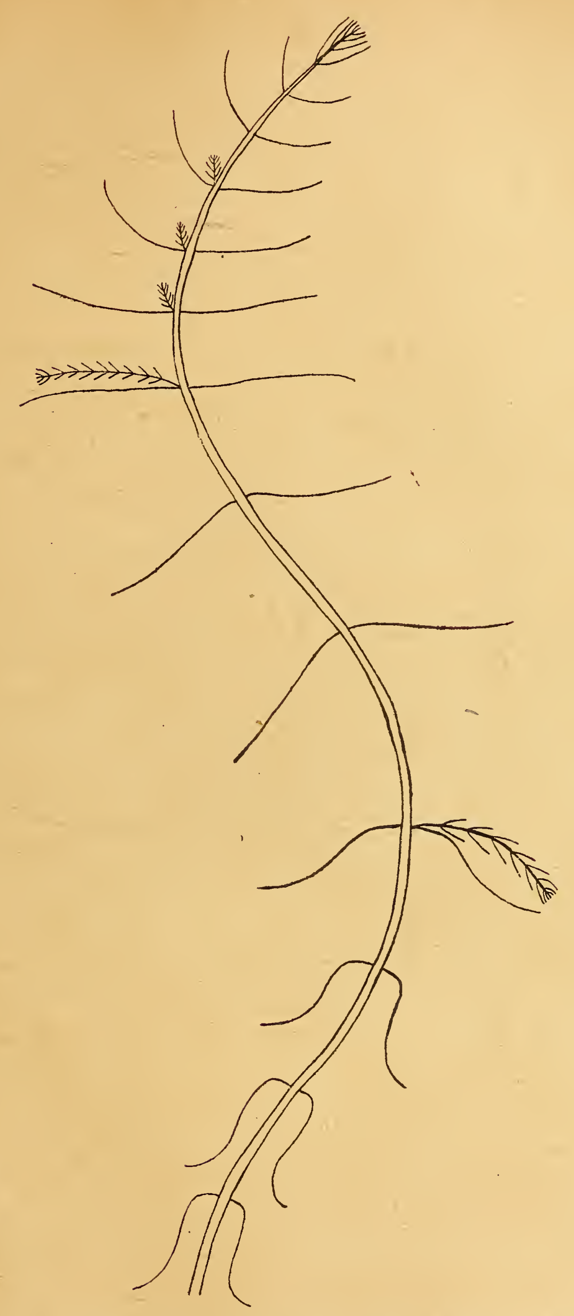


Fig. 17. Schema für die Stellung der Seitenzweige im Dunkeln.

nach oben zu bringen. Die ganzen Seitensprosse richteten sich dann von ihrer Basis an auf blieben endgültig der Hauptachse parallel stehen und schlugen wie diese ihre Blättchen nach unten zurück. Bei dem Umbiegen nach oben kommt es weniger auf die Größe des Seitensprosses an, sondern auf die Anzahl der ausgebildeten Internodien. Die Lage der Seitenzweige richtet sich ganz nach der Stellung der Blätter. Denn man kann beobachten, daß an Pflanzen, deren obere Blätter noch nicht zurückgeschlagen sind, sondern wagrecht vom Stengel abstehen, auch die jungen Seitensprosse eine wagrechte Richtung einnehmen. An den unteren Blättern, die umgeschlagen sind, biegen sich auch die jungen Seitensprosse an ihrer Basis um, so daß sie mit der Spitze nach unten zu stehen kommen. Dieses Verhalten gibt Figur 17[1]) an.

Diese Beobachtungen ergeben, daß an aufrecht stehenden Hell- und Dunkelpflanzen die neuen Seitenzweige im allgemeinen dieselbe Richtung haben wie der Hauptsproß.

II. Einfluss äusserer Faktoren auf das Verhalten von Ceratophyllum.

Bis jetzt habe ich nur die Versuche beschrieben, wie sie unter günstigen Verhältnissen verlaufen. Dies war aber keineswegs immer der Fall in der Zeit, während der ich mich mit diesem Gegenstande beschäftigte. Als ich im Monat November die Untersuchungen mit *Ceratophyllum* anfing, zeigte sich wochenlang an den Dunkelexemplaren gar keine Veränderung, weder ein Wachstum, noch eine Bewegung der Blätter war zu bemerken. Da aber Möbius im August 1894 Dunkelerscheinungen an *Ceratophyllum* beobachtet hatte, so schloß ich, daß die Temperatur bei diesem Verhalten von großem Einfluß sei. Denn auch Möbius schreibt[2]), daß Anfangs September die Pflanzen nicht mehr auf die Dunkelheit reagierten, und sagt: „Da gerade in den ersten Septembertagen auffallend kühles Wetter war, so ist zu vermuten, daß die Temperatur hierbei auch eine Rolle spielt.“ Da ich diese Untersuchungen fast ein Jahr durchführte, so konnte ich feststellen, in wie weit die Temperatur einen Einfluß auf die Vorgänge bei *Ceratophyllum* im Dunkeln hat. Die Ergebnisse, die ich hierbei fand, lassen sich am übersichtlichsten in einer Tabelle wiedergeben, welche das Verhalten der Pflanzen und zugleich die Temperatur angibt.

---

[1]) Ich ziehe hierbei schematische Zeichnungen den Photos vor, weil man bei den vielen Blättern nicht so deutlich das sehen kann, worauf es hauptsächlich ankommt.

[2]) In der Seite 1 angegebenen Arbeit: Biolog. Zentralbl. Bd. XV. 1895. S. 4.

Tabelle IX.

Monat	Längen-zuwachs	Umschlagen der Blätter	Temperatur	
[1]			[2] Zimmer	Wasser
November	—	—	19°	18°
Dezember	—	—	19°	18°
Januar, Anfang	—	—	22°	21°
„ Ende	+	+	16°—17°	15°—16°
Februar	+	+	16°—17°	15°—16°
März	+	+	16°—17°	15°—16°
April	+	+	17°	15°—16°
Mai	+	+	17°	15°—16°
Juni, Anfang	—	—	27°	20°—22°
„ Ende	+	—	20°	17°
Juli, Anfang	—	—	25°	20°
„ Mitte	+	—	20°	17°

Ich begann mit den Versuchen im Monat November in einem geheizten Zimmer. Aber weder in diesem noch in dem folgenden Monate zeigte sich bei den Versuchspflanzen im Dunkeln irgend eine Veränderung, sei es ein Zuwachs oder ein Umschlagen der Blätter. Die Zimmertemperatur betrug in der Zeit durchschnittlich ungefähr 19°, die des Wassers 18°. Im Januar stieg die Zimmertemperatur auf durchschnittlich ungefähr 22°, die des Wassers auf 21°. Die dunkelstehenden *Ceratophyllum*sprosse konnten diese Wärme nicht gut vertragen, denn sie zerfielen in ihre einzelnen Internodien. An diesem Verfaulen gab ich der hohen Temperatur schuld[3]) und setzte deshalb von Mitte Januar an meine Versuche in einem ungeheizten Zimmer fort, das nach Norden liegt. Da es ziemlich isoliert ist, und nur durch den Fußboden die Wärme des darunterliegenden, geheizten Zimmers eindringen kann, so blieb dort die Temperatur ziemlich konstant. Sie betrug in den Monaten Februar und März 16—17°, die des Wassers 15—16°. Auch in den zwei folgenden Monaten April und Mai war die Temperatur ungefähr dieselbe; denn während vom Innern des Hauses keine Heizungswärme mehr eindrang, kam von außen mehr Wärme herein. Die Temperatur blieb daher auch im April und Mai ziemlich konstant, weil fast immer trübes, regnerisches Wetter war. In diesen vier Monaten schlugen die Versuchspflanzen ihre Blätter ganz zurück, und ein sehr starkes Wachstum trat ein, es war das stärkste, das ich überhaupt beobachten konnte. Im Monat Juni war es so ungewöhnlich heiß, daß man durchschnittlich eine Temperatur von 27° verzeichnen konnte, und das Wasser war 20—22° warm. In dieser Zeit konnte ich bei *Ceratophyllum* weder Wachs-

[1]) Das + beziehungsweise — Zeichen bedeutet, daß das, was über der Rubrik angegeben ist, eintrat oder nicht.

[2]) In den 3 ersten Monaten fanden die Versuche in einem anderen Raume statt, worauf ich noch zu sprechen komme.

[3]) Auch Snell führt das Verfaulen der Wasserpflanzen auf die Wärme zurück. Snell, Karl, Untersuchungen über die Nahrungsaufnahme der Wasserpflanzen. (Flora. 1908. S. 226.)

tum noch Blattbewegungen feststellen. Erst in der 2. Hälfte des Monats, als es kühler geworden war, so daß es im Zimmer nur noch durchschnittlich 20° und im Wasser 17° waren, zeigte sich bei den Sprossen wieder reger Zuwachs, aber ein Umschlagen der Blätter trat nicht ein. Anfangs Juli wurde es wieder wärmer, die Zimmertemperatur betrug täglich im Durchschnitt 25°, während das Wasser auf 20° erwärmt wurde. In diesen Tagen war wieder keinerlei Veränderung an den Dunkelexemplaren zu beobachten. Mitte des Monats schlug das Wetter um, anstelle des klaren, heißen Sommerwetters trat für lange Zeit kühler Regen, so daß es im Zimmer nur 20° und im Wasser 17° warm war. Da zeigten auch die *Ceratophyllum*-Sprosse wieder starkes Wachstum, aber zum Zurückschlagen der Blätter kam es nicht.

Um den Einfluß der Temperatur auf die Dunkelerscheinungen genauer beobachten zu können, hatte ich gleichzeitig Versuchspflanzen vor einem Fenster im Freien stehen. Über ihr Verhalten in den verschiedenen Monaten gibt folgende Tabelle Aufschluß.

Tabelle X.

Monat	Längenzuwachs	Umschlagen	Temperatur	
			Zimmer	Wasser
November	—	—	10°	5°—0°
Dezember	—	—	5°	eingefroren
Januar	—	—	5°	„
Februar	—	—	8°	5°
März	—	—	12°	8°
April	—	—	20°	20°
Mai, Anfang	—	—	22°	20°
„ Ende	+	— [1]	18°	16°
Juni, Anfang	—	—	28°	26°

In den Monaten November, Dezember, Januar, Februar und März war gar keine Veränderung an den Dunkelsprossen zu verzeichnen, denn die Wassertemperatur betrug im November und Februar durchschnittlich 5°, im Dezember und Januar war sie unter 0°, denn die Pflanzen waren eingefroren, und im März war es im Durchschnitt nur 8° warm. Im Monat April und im Anfang Mai war an den Versuchspflanzen im Dunkeln auch noch keinerlei Änderung zu beobachten. Die Temperatur betrug durchschnittlich 20—22° und im Wasser 20°. Ende Mai sank die Temperatur auf 18° im Durchschnitt und die des Wassers auf 16°. Da zeigte sich ein reges Wachstum der Sprosse; doch nur die untersten Blätter schlugen etwas um. Anfangs Juni wuchsen die Versuchspflanzen nicht mehr, und ein Zurückschlagen der Blätter war auch nicht zu bemerken. Gegen die Mitte des Monats verfaulten alle Sprosse, so daß die Versuche eingestellt werden mußten. Hierbei gab ich wiederum der großen Wärme schuld,

[1]) Die untersten Blätter verfaulten etwas.

denn wir hatten im Durchschnitt im Freien 28° und im Wasser 26° zu verzeichnen.

Aus diesen Beobachtungen vor dem Fenster geht hervor, daß es Temperaturen gibt, die für die Dunkelerscheinungen von *Ceratophyllum* zu hoch oder zu tief sind, denn sowohl im kalten Winter als auch in den warmen Monaten traten keine Veränderungen der Sprosse ein.

Um zu sehen, ob bei niedriger Temperatur auch bei längerer Dauer des Versuches keine Reaktion im Dunkeln eintritt, stellte ich verschiedene Exemplare in einen Eisschrank. Es zeigte sich keinerlei Veränderung, weder ein Wachstum noch ein Umschlagen der Blätter. Die Pflanzen konnten die Kälte nicht sehr lange ertragen, nach einiger Zeit zerfielen sie in ihre einzelnen Glieder. Daß dabei der Grund für das Ausbleiben der Dunkelerscheinungen nicht etwa in einem besonderen Entwicklungszustand der Pflanzen zu suchen ist, der von der Zeit hervorgerufen wurde, beweist ein Kontrollversuch, der auf dem Eisschrank stattfand. Diese Dunkelpflanze wuchs in 3 Tagen von 9,3 auf 11,8 cm, d. h. sie erfuhr einen Zuwachs von 2,5 cm, und nach 2 Tagen waren sämtliche Blätter zurückgeschlagen.

Zur genaueren Beobachtung der Pflanzen in den höheren Temperaturen, brachte ich verdunkelte *Ceratophyllum*-Sprosse in ein besonders stark geheiztes Zimmer, dessen Wärme ziemlich gleichmäßig blieb. Während der Monate November und Dezember betrug die Temperatur dort durchschnittlich 29°. Es war in dieser Zeit an den Versuchsexemplaren keine Veränderung zu bemerken. In den Monaten Januar, Februar und März war es dort nur 20° warm; während dieser Zeit wuchsen die Sprosse etwas, und auch die Blätter schlugen um. Aus diesem Verhalten ergibt sich folgende Tabelle.

Tabelle XI.

Monat	Längenzuwachs	Umschlagen	Temperatur	
			Zimmer	Wasser
November	—	—	29°	
Dezember	—	—	29°	
Januar	+	+	20°	
Februar	+	+	20°	18°
März	+	+	20°	18°

Um das Verhalten bei noch höheren Temperaturen kennen zu lernen, brachte ich Sprosse von *Ceratophyllum* in einen Wärmschrank, der auf 37° geheizt wurde. Die Pflanzen konnten diese Wärme nicht gut ertragen, sie fielen jedesmal nach 7—14 Tagen ganz auseinander, ohne daß zuvor eine Veränderung an ihnen eingetreten war.

Aus den oben besprochenen Versuchen über die zu den Dunkelerscheinungen erforderliche Temperatur läßt sich folgende Gesamttabelle aufstellen.

Tabelle XII.

Wassertemperatur	Längenzuwachs	Umschlagen der Blätter
0°	—	— fallen auseinander
5°	—	— " "
8°	—	— " "
15°	+	+
16°	+	+
17°	+	+ (—) [1]
18°	+	+ (—)
20°	—	—
22°	—	—
26°	—	— fallen auseinander
37°	—	— " "

Hieraus ist zu sehen, daß die Reaktionsfähigkeit nicht gleichzeitig mit der Temperatur steigt, und daß es für sie eine obere und untere Grenze gibt.

Tabelle XII zeigt, daß die Pflanzen bei 17° und 18° bald ihre Blätter umschlagen oder auch nicht. Im Monat November trat bei dieser Temperatur keine Veränderung ein, während im Februar lebhafte Dunkelerscheinungen bei 17° hervorgerufen wurden. Bei diesem verschiedenen Verhalten in den einzelnen Monaten handelt es sich wahrscheinlich um einen besonderen Entwicklungszustand der Pflanzen; denn die Temperatur kann hier nicht von solcher Bedeutung sein, weil sie zu anderen Zeiten gerade günstig für diese Reaktion war. Nur in den 3 Monaten November, Dezember und Januar kommt diese andere Konstitution der Sprosse in Betracht, denn in allen anderen Monaten, in denen nach Tabelle 10 keine Dunkelerscheinungen beobachtet wurden, findet man sie auf Tabelle 9 angegeben. Daß die Temperatur nicht allein ausschlaggebend in dieser Zeit ist, läßt sich daraus erkennen, daß in anderen Monaten bei derselben Temperatur im Dunkeln Veränderungen an den Sprossen vor sich gehen. Es dürfte hier eine Art Winterruheperiode von *Ceratophyllum* in Betracht kommen. Aus diesem Umstand läßt sich auch erklären, warum die Sprosse, die ich im Winter im Freien fand, die doch unter der Eisdecke wenig Licht erhalten konnten, trotzdem ohne nachträgliche Streckung der Internodien waren und ihre Blätter nach der Spitze zu fest aneinandergeschlossen hatten. Dagegen waren im Sommer die an verschiedenen Stellen im Freien gesammelten *Ceratophyllum*-Sprosse stark gestreckt und ihre Blätter nach unten zurückgeschlagen.

Auf eine andere Tatsache möchte ich noch hinweisen, bei der sowohl die Temperatur, als auch die Konstitution der Pflanzen, die durch die Jahreszeiten bedingt ist, von Einfluß ist. Das Umschlagen der Blätter bei *Ceratophyllum* tritt nämlich in den verschiedenen Jahreszeiten verschieden schnell ein. Ende Januar

[1]) Das werde ich in Folgendem eingehend besprechen.

brauchte ein Dunkelsproß 7—8 Tage, bis alle seine Blätter ganz zurückgeschlagen waren. Ende Februar genügten 4 Tage, um dieselbe Bewegung auszuführen, und Mitte März wurden nur noch 3 Tage dazu gebraucht. Ende April schlugen die Sprosse schon in einem Tage ihre sämtlichen Blätter um, d. h. bis auf die unausgebildeten Blätter, die ja niemals mit zurückgeschlagen werden. Da die Temperatur ziemlich konstant blieb in diesen Monaten, was ich schon an anderer Stelle hervorhob, so spielt hierbei auch der Zustand, indem sich die Pflanze jeweils befindet, eine große Rolle. So ist es natürlich, daß die Pflanze im Januar am längsten Zeit braucht, um ihre Blätter im Dunkeln umzuschlagen, weil sie in dieser Zeit noch am wenigsten die Fähigkeit besitzt, auf die Dunkelheit zu reagieren. Im März dagegen, zur Frühlingszeit, wo die junge Pflanzenwelt bei uns auszutreiben beginnt, da befindet sich auch *Ceratophyllum* in lebhafterer Reaktionsfähigkeit, und die Blattbewegungen gehen rascher vor sich. Ende April braucht es zum Umschlagen der Blätter dann das Minimum an Zeit, nämlich 1 Tag.

Nachdem ich so das Verhalten von *Ceratophyllum* im Dunkelschrank längere Zeit beobachtet hatte, drängte sich mir die Frage auf, ob diese Erscheinungen etwa auch eintreten, wenn die Pflanzen nicht absolut dunkel stehen, deshalb brachte ich sie in verschiedene Lichtintensitäten. Um die Untersuchungen, die mir hierüber Aufschluß gaben, schildern zu können, muß ich erst die Versuchsanordnung genauer angeben.

In einem nach Norden gelegenen Zimmer war eine zu diesen Versuchen günstige Treppe vorhanden, die blind gegen die Decke führte, so daß von oben kein Licht eindringen konnte. Sie war 50 cm vom Fenster entfernt und jede Stufe hatte von der nächsten 25 cm Abstand. Vor diese Treppe und auf ihre einzelnen Stufen, es waren im ganzen 16, stellte ich je einige, möglichst gleichwertige *Ceratophyllum*sprosse, deren Blätter nach der Spitze zu fest aufeinander lagen. Ferner ist noch hinzuzufügen, daß die Treppe schräg bis zur Decke geht und das Fenster vom Fußboden nur bis ungefähr 1,50 m hoch reicht. Dadurch trifft das Licht nur bis zu dieser Höhe direkt auf die Versuchspflanzen auf, das ist etwa bis zur 6. Stufe der Treppe. Von da an nimmt das Licht nach den höheren Stufen zu rascher ab.

Über das Resultat dieser Versuche gibt Tabelle XIII Aufschluß.

Das Resultat des Versuches ist folgendes: Die Sprosse auf der ersten Stufe schlagen in 30 Tagen überhaupt nicht um, und die Blätter bleiben gerade so dicht zusammengeschlossen wie zu Anfang. Auf der 2. Stufe treten die Blätter auseinander, auf der 3. Stufe noch mehr und auf der 4. Stufe stehen sie beinahe wagrecht vom Stengel ab, während sie auf der 5. Stufe bis zu einer wagrechten Stellung gelangen. Auf der Stufe 6, die 2 m vom Fenster entfernt ist, sieht man zuerst ein deutliches Umschlagen der Blätter nach 30 Tagen, doch sind sie dem Stengel noch nicht parallel gerichtet. Dies erfolgt erst auf der 7. Stufe und zwar

nach 30 Tagen. Auf jeder der folgenden Stufen findet das gänzliche Zurückschlagen der Blätter in kürzerer Zeit statt. So braucht die Pflanze auf Stufe 8 nur 7 Tage, bis sie anfängt die Blätter umzuschlagen, und in 20 Tagen sind sie ganz zurückgeschlagen. Auf Stufe 9 dauert es nur noch 6 bez. 14 Tage, auf Stufe 10 5 bez. 10 Tage, auf Stufe 11 3 bez. 6 Tage, auf Stufe 12 1 bez. 2 Tage und auf Stufe 13 sind in einem Tage die Blätter schon ganz umgeschlagen, ebenso auf der 14. und 15. Stufe. So läßt sich

Tabelle XIII.

Stufe	Entfern. v. Fenster	Länge zu Anfang	Länge zu Ende	Gesamtzuwachs	Zuwachs täglich	Verhalten der Blätter
1.	75 cm	7,3 cm	8,1 cm	0,8 cm	0,027 cm	Nach 30 Tag. Bl. geschl.
2.	100 „	6,0 „	8,0 „	2,0 „	0,066 „	„ 16 „ „ offen
3.	125 „	7,2 „	10,3 „	3,1 „	0,103 „	„ 10 „ „ offener
4	150 „	7,2 „	11,5 „	4,3 „	0,143 „	„ 10 „ „ b.wag.
5.	175 „	7,1 „	12,3 „	5,2 „	0,173 „	„ 16 „ „ wagr.
6.	200 „	7,4 „	13,5 „	6,1 „	0,203 „	[1] „ 30 „ „ e.umg.
7.	225 „	6,6 „	14,0 „	7,4 „	0,236 „	„ 9 „ „ „ „ nach 30 Tagen ganz
8.	250 „	5,3 „	14,0 „	8.7 „	0,290 „	Nach 7 Tag. Bl. e. umg. nach 20 Tagen ganz
9.	300 „	10,3 „	21,8 „	11,5 „	0,383 „	Nach 6 Tag. Bl. e. umg. nach 14 Tagen ganz
10.	300 „	8,9 „	23,0 „	14,1 „	0,470 „	Nach 5 Tag. Bl. e. umg. nach 10 Tagen ganz
11.	325 „	11,0 „	30,3 „	19.3 „	0,642 „	Nach 3 Tag. Bl. e. umg. nach 6 Tagen ganz
12.	350 „	5,5 „	25,9 „	20,4 „	0,678 „	Nach 1 Tag. Bl. e. umg. nach 2 Tagen ganz
13.	375 „	5,3 „	30,3 „	25,0 „	0,833 „	Nach 1 Tag. Bl. g. umg.
14.	400 „	4,5 „	32,8 „	28,3 „	0,943 „	„ 1 „ „ „ „
15.	425 „	4,3 „	41,2 „	36,9 „	1,228 „	„ 1 „ „ „ „

wohl sagen, daß die Zeit, die zum Umschlagen der Blätter nötig ist, umgekehrt proportional der Entfernung vom Fenster ist oder proportional der Lichtmenge, die der Pflanze zu Gebote steht. Bei dem Wachstum der Sprosse ist das Verhalten ein anderes. Aus dieser Tabelle ist ebenfalls deutlich zu sehen, daß die Streckung der Internodien zunimmt, je dunkler die Pflanzen stehen, und zwar ist sie umgekehrt proportional der Lichtmenge. Denn während auf Stufe 1 ein Gesamtzuwachs von 0,8 cm an erfolgte, wurde er auf jeder der folgenden Stufen größer, bis er auf Stufe 15 36,9 cm erreichte, das ist ein täglicher Zuwachs von 1,228 cm.

[1]) Bei dieser Versuchsreihe schlugen die Pflanzen erst nach 30 Tagen ihre Blätter etwas um, während ich es bei anderen Exemplaren schon nach 7—10 Tagen auf dieser Stufe beobachtete. Denn das Verhalten hängt sehr vom Wetter ab, d. h. es ist stark davon beeinflußt, ob der Himmel trüb oder klar ist. Dadurch werden auch auf den folgenden Stufen bei den einzelnen Versuchsreihen Abweichungen hervorgerufen in Bezug auf die Anzahl der Tage, die zum Umschlagen nötig sind.

Um zu sehen, ob die Pflanzen von den untersten Stufen überhaupt noch für Dunkelheit reaktionsfähig sind, wurden sie nach den 30 Tagen in den Dunkelschrank gebracht, sie verhielten sich wie es folgende Tabelle angibt.

Tabelle XIV.

Stufe	Hell	Verhalten der Blätter	Dunkel	Verhalten der Blätter	Länge zu Anfang	Länge zu Ende	Gesamtzuwachs
1.	30 Tag.	Bl. ganz geschl.	6 Tage	alle Bl. umg.	8,1 cm	9,0 cm	0,9 cm
2.	30 „	„ offen	6 „	„ „ ganz umgeschl.	8,0 „	13,0 „	5,0 „

Auch hier kann wiederum von einer Verminderung der Reaktionsfähigkeit nicht die Rede sein, denn der Sproß, der in 30 Tagen am Licht nur 2 cm gewachsen ist, hat sich im Dunkeln in 6 Tagen um 5,0 cm gestreckt und hat in der Zeit seine Blätter ganz umgeschlagen.

Alle Versuche, die ich auf dieser Treppe anstellte, ergaben dasselbe Resultat, und ferner war denjenigen von ihnen, die ich im Monat April—Mai stehen hatte, gemeinsam, daß auf Stufe 6 das erste Zurückschlagen der Blätter stattfand. Daraus zog ich den Schluß, daß die Beleuchtungsverhältnisse auf der 6. Stufe gerade derart waren, daß ein Umschlagen möglich war. Die Lichtmenge, die den Pflanzen auf dieser Stufe zu Gebote stand, war der Schwellenwert der Reaktion. Nun handelte es sich darum, die Lichtintensität dieser Schwelle durch Messung festzustellen; die Methode dazu hat uns Wiesner[1]) und Figdor[2]) angegeben. Wie diese benutzte ich photographisches Papier, indem ich den von Bunsen und Roscoe[3]) ermittelten, innerhalb sehr weiter Grenzen geltenden Satz ins Auge faßte, daß gleichen Färbungen von photographischem Papier gleiche Produkte aus Lichtintensitäten und Zeiten entsprechen.

Bevor ich die Versuche selbst schildere, muß ich bemerken, daß es mir nicht möglich war, ein absolutes Maß für die Lichtintensität anzugeben, die gerade nötig war, das Umschlagen der Blätter hervorzurufen. Ich konnte es nur zu einer relativen Bestimmung der Lichtmenge bringen.

An einem Tage, an dem ungefähr gleichmäßige Beleuchtung den ganzen Tag über herrschte[4]), und an dem noch die Versuche

[1]) Wiesner, J., Photometrische Untersuchungen auf pflanzenphysiologischem Gebiete. (Sitzungsber. d. kais. Akad. d. Wiss. Wien. Naturw.-math. Klasse. Abt. I. Bd. 102. 1893.)

Wiesner J., Der Lichtgenuß der Pflanzen. Leipzig 1907.

[2]) Figdor, Wilh., Heliotropische Empfindlichkeit der Pflanzen. (Sitzber. der Kais. Akad. d. Wiss. Wien. Naturw.-math. Klasse. Bd. 102. 1893.)

[3]) Bunsen und Roscoe, Photochemische Untersuchungen. (Poggendorfs Ann. d. Physik u. Chemie. Bd. 117. 1862. S. 529).

[4]) Ich muß hinzufügen, daß die Treppenversuche während ihrer ganzen Dauer von gleichmäßigen Beleuchtungsverhältnissen begünstigt waren; denn es war immer dasselbe trübe Wetter, da der Himmel dauernd bewölkt war.

auf der Treppe anstanden, bcrahte ich Streifen photographischen Papiers[1]) auf Stufe 6. Nach 7 Stunden erreichte das Papier dieselbe Schwärzung, die es bei 15 cm seitlichem Abstand vom Mittelpunkte einer 32 kerzigen Osramglühbirne nach 9 $^1/_4$ Stunden annahm. Die Lichtstärke hat auf der 6. Stufe recht abgenommen, denn ein Streifen photographischen Papiers am geschlossenen

Tabelle XV.

Stufe		3. VI. 1915	9. VI. 1915
1.	Stengel	hellgrün	hellgrün
	Blätter	dunkelgrün. 10 Stück 6—9 cm lang, 5—6 cm breit	dunkelgrün. 12 Stück 7—9 cm lang, 5—7 cm breit
5.	Stengel	heller grün	heller grün
	Blätter	Nerven heller. 9 Stück 4—6 cm lang, 3—3, 5 cm breit	Nerven heller. 11 Stück 5 - 6 cm lang; 3 - 3,5 cm breit
6.	Stengel	weiß-grün	weiß-grün
	Blätter	hellgrün. 8 Stück 3—4 cm lang, 3—3,5 cm breit	hellgrün. 9 Stück 4—4,5 cm lang, 3—3,5 cm breit
11.	Stengel	weiß	weiß
	Blätter	ganz hellgrün. 5 Stück 3—5 cm lang, 2—3 cm breit	ganz hellgrün. 6 Stück 3,5—5 cm lang, 2 3 cm breit
16.	Stengel	weiß	weiß
	Blätter	gelblich-hellgrün. 4 Stück 2,5—3,5 cm lg., 2—2,5 cm breit	gelblich-hellgrün. 5 Stück 2,5—4 cm lang, 2—2,5 cm breit

Nordfenster desselben Raumes brauchte nur 1 $^1/_2$ Stunde, um dieselbe Schwärze zu erlangen wie auf Stufe 6 in 7 Stunden.

Ich möchte noch darauf hinweisen, daß, während im Frühjahr auf der 6. Stufe das erste Umschlagen der Blätter erfolgte, es im Sommer erst auf höheren Stufen beobachtet werden kann. Das ist natürlich, denn die Intensität des Lichtes ist im Sommer größer, und infolgedessen muß die Entfernung vom Fenster auch größer werden, damit die Pflanze ihre Blätter umschlägt; nur dann kann die Lichtmenge dieselbe bleiben. Ich habe das Zurück-

[1]) Auf Anraten des Herrn Prof. Seddig, dem ich an dieser Stelle für freundlich erteilten Rat danke, nahm ich zu allen diesen Versuchen weißes Celloidinpapier von Kurz.

schlagen der Blätter in verschiedenen Zeiten beobachtet, habe die entsprechenden Versuche mit photographischem Papier angestellt und habe herausgefunden, daß die Lichtintensitäten annähernd dieselben bleiben, bei denen die Sprosse ihre Blätter umschlagen. Findet das nach einiger Zeit z. B. auf Stufe 7 anstatt auf der sechsten statt, so zeigt es sich, daß in diesen Tagen ein Stück lichtempfindliches Papier auf der 7. Stufe ebenso viel Zeit zur Schwärzung benötigt als vorher auf Stufe 6. Da sich mehreremal ergab, daß die Pflanzen eine ganz bestimmte Lichtmenge erfordern, um gerade ihre Blätter umzuschlagen, so halte ich es für berechtigt, von einem „Schwellenwert" der Lichtintensität inbezug auf diese Erscheinung zu reden. Das wesentlich Neue, das die



Fig. 18. *Vicia faba* auf Stufe 1 und 5 nach 14 Tagen.

ganzen Treppenversuche angeben, ist, daß die Dunkelerscheinungen von *Ceratophyllum* keine absolute Dunkelheit erfordern, sondern auch schon bei stark verminderter Lichtintensität auftreten.

Um noch eine Kontrolle und einen Vergleich mit einer physiologischen, von der Lichtmenge abhängigen Erscheinung zu haben, bestellte ich jede Stufe der Treppe mit Keimlingen von *Vicia faba*. Aus dem Verhalten der Keimlinge sieht man deutlich, daß das Licht auf den verschiedenen Stufen gleichmäßig abnimmt, wie es Tabelle XV angibt. Ich glaube, daß es genügt, wenn ich die Maße für einige Versuchspflanzen auf einigen verschiedenen Stufen herausgreife und auch hierbei wiederum eine nur beschränkte Anzahl von Tagen auswähle.

Je dunkler also die einzelnen Keimpflanzen standen, um so mehr wuchs ihr Stengel; gleichzeitig änderte er seine Farbe, je nach der Lichtmenge, die ihm zu Gebote stand. So blieb der Stengel der auf der 1. Stufe stehenden Pflanze während der Dauer des Versuches hellgrün, auf Stufe 5 wurde er heller grün, auf der 6. Stufe weißlichgrün und von Stufe 11 an weiß. Die Pflanzen boten von Stufe 5 an, also fast in den gleichen Beleuchtungsverhältnissen, in denen *Ceratophyllum* seine Blätter umschlägt, das typische Bild des Etiolements. Die verschiedenartige Entwicklung dieser Pflanzen auf den verschiedenen Stufen zeigt Fig. 18, die junge Pflanzen von *Vicia faba* auf Stufe 1 und 5 darstellt. Der Stengel vergeilte nicht nur allmählich, sondern die Entwicklung der Blätter nahm auch immer mehr ab. Auf Stufe 1 wurden 12 Blätter angelegt, auf Stufe 5 nur 11, auf Stufe 6 nur 9, auf Stufe 11 nur 6 und auf Stufe 16 nur 5 Stück. Außerdem waren sie auch verschieden ausgebildet. Während die auf der 1. Stufe dunkelgrün blieben und eine Länge von 6—9 cm und eine Breite von 5—6 cm erreicht hatten, so daß man fast von gleicher Ausdehnung in Länge und Breite sprechen konnte, zeigten die höheren Stufen eine deutliche Reduktion des Wachstums in die Breite, was ja für Etiolementserscheinungen charakteristisch ist. Auf der letzten Stufe dagegen waren die Blätter beinahe doppelt so lang als breit geworden. Auch während der Versuchsdauer streckten sich nur die Blätter auf den untersten Stufen in die Breite, die anderen überhaupt nicht, während sie alle in die Länge wuchsen. Über ihre Färbung ist noch etwas hinzuzufügen. Auf der 1. Stufe blieben sie dunkelgrün, auf der 5. Stufe waren die Nerven heller grün, das übrige Blatt dagegen dunkelgrün, auf der 6. Stufe waren die ganzen Blätter hellgrün, auf der 11. Stufe noch heller grün und auf der 16. Stufe gelblich-hellgrün.

Die ganzen Versuche zeigten, daß *Vicia faba* wie auch die anderen Landpflanzen auf die verminderte Lichtintensität mit zunehmenden Etiolementserscheinungen reagieren, die bei *Ceratophyllum* Strecken der Internodien und Umschlagen der Blätter hervorruft.

Da die Versuche auf dieser Treppe ergaben, daß nicht absolute Dunkelheit, sondern nur eine bestimmte Lichtverminderung nötig ist, um die Dunkelerscheinungen an *Ceratophyllum* hervorzurufen, so vermutete ich, daß vielleicht auch schon eine teilweise Verdunklung der einzelnen Sprosse dieselben Vorgänge bewirken könnten. Inwiefern sich meine Annahme bestätigte, werde ich im Folgenden darlegen.

An einem Südfenster stellte ich einen viereckigen Kasten auf, der nur auf eine bestimmte Stelle Licht fallen läßt, wie er zu heliotropischen Untersuchungen gebraucht wird. Dieser Kasten war aus schwarzer Pappe, an deren einer Seite ein rechteckiger Spalt von 3×5 cm angebracht war. Diesen richtete ich nach dem Fenster zu, so daß nur durch diese kleine Öffnung Licht in den Kasten dringen konnte. Da hinein brachte ich einen Sproß von *Ceratophyllum*, der 5,9 cm lang war und dessen Blätter dicht an-

einander gepreßt waren. Ich stellte ihn so auf, daß nur seine Spitze vom einfallenden Licht getroffen wurde, und daß er 30 cm vom Fenster entfernt war. Ich erhielt recht interessante Ergebnisse, wie sie von Tabelle 16 angegeben werden.

Tabelle XVI.

Datum	Sproßlänge	Verhalten der Blätter
27. IV.	5,9 cm	Blätter fest aufeinander geschlossen.
28. IV.	6,0 „	alle „ wagrecht
29. IV.	6,0 „	vordere „ nach oben, hintere Bl. nach unten umgeschl.
30. IV.	6,4 „	„ „ „ „ „ „ „ „ „ 2 unterste Bl. ganz umgeschl.
1. V.	6,6 „	„ „ „ „ „ „ „ „ „
2. V.	7,4 „	„ „ „ „ „ „ „ „ „
3. V.	8,8 „	„ „ „ „ „ „ „ „ „
4. V.	10,3 „	„ „ „ „ „ „ „ „ „
5. V.	11,5 „	„ „ „ „ „ „ „ „ „

Die Pflanze ist in 8 Tagen beinahe doppelt so lang geworden. Nach einem Tage kamen ihre Blätter alle wagrecht zu stehen, am nächsten Tage gingen die vorderen Blätter nach oben zurück, während sich die hinteren Blätter nach unten umschlagen. Nach einem weiteren Tage schlugen sich die 2 untersten Blätter hinten ganz zurück, und so blieben sie dann einige Zeit unverändert. Also auf der Vorderseite des Sprosses behielten die Blätter ihre Hellstellung bei, weil durch den kleinen Spalt noch viel Licht eindringen konnte, besonders bei hellem Sommerwetter, wie es gerade damals war. Auf der Rückseite des Sprosses dagegen treten die Blätter in Dunkelstellung, weil sie da nur einer sehr geringen Beleuchtung ausgesetzt sind. Etwas anders verhielt sich ein größeres Exemplar, das schon anfangs über die Spalthöhe des Kastens hinausreichte. Es war ein 10,9 cm langer Sproß, dessen Blätter auch dicht aufeinander lagen. Sein Verhalten zeigt folgende Tabelle.

Tabelle XVII.

Datum	Sproßlänge	Verhalten der Blätter
8. IV.	10,9 cm	Blätter fest aufeinander geschlossen
9. IV.	14,0 „	unterste „ umgeschlagen
10. IV.	17,1 „	3 „ „ ganz „ 3 folgende etwas
11. IV.	18,8 „	alle „ „ „

Dieser Sproß wurde bei trübem Wetter beobachtet; er wuchs stark, so daß er in 3 Tagen einen Zuwachs von 7,9 cm erfahren hatte. Schon nach einem Tage schlugen seine untersten Blätter um, am nächsten Tage waren die 3 untersten ganz zurückgeschlagenen und die 3 folgenden etwas, und nach 3 Tagen waren alle Blätter vollständig nach unten gebogen.

Für das Verhalten von *Ceratophyllum* in diesem Kasten läßt sich kein bestimmtes Schema angeben, denn es ist verschieden. Es hängt ab 1.) von der Größe der Pflanze, denn in der Höhe des Spaltes wird sie stärker beleuchtet als darunter oder darüber, 2.) von der Lichtintensität im allgemeinen, die je nach dem Wetter verschieden ist.

Dieselben Versuche führte ich auch in einem viereckigen, schwarzen Blechkasten aus, der in der einen Wand, die ganz herauszuschieben war, eine runde Öffnung von 2,5 cm Durchmesser hatte. Diesen Kasten stellte ich wiederum so, daß das Loch nach dem Fenster zu kam, und beschickte ihn mit *Ceratophyllum*-Sprossen, die ungefähr 30 cm Abstand vom Fenster hatten. Das Licht, das eindringen konnte, war so gering, daß die Pflanzen ihre Blätter alle ganz zurückschlugen und auch ein beträchtliches Stück wachsen konnten. Später richtete ich die Versuche so ein, daß ich die vordere Wand aus dem Kasten herausschob, so daß durch eine quadratische Fläche von 22 cm Seitenlänge Licht einfallen konnte, während die Sprosse in derselben Entfernung vom Fenster blieben. Die neuen Pflanzen, die nun in den Kasten gebracht wurden, konnten ihre Blätter nicht mehr umschlagen, weil sie zu stark beleuchtet wurden. In 4 Tagen hatten sie nur einen Zuwachs von 1,7 cm, und die Blätter kamen nur beinahe wagerecht gegen den Stengel zu stehen.

Ungefähr dasselbe ergaben auch Versuche, bei denen in die Gläser mit den Versuchspflanzen nur von oben Licht einfallen konnte, da sie seitlich ganz von einer schwarzen Papphülle umgeben waren. Bei einem derartigen Versuche, bei dem die Gefäße an einem Südfenster standen, blieben die Sprosse vom 2.—15. Juni stehen. Die Beleuchtung von oben wirkte nur wie eine sehr geringe Verminderung der Lichtintensität, denn die Pflanzen hatten sich in den 13 Tagen nur um 3 cm gestreckt, und die Blätter änderten ihre Lage nur ganz wenig, indem sich die einzelnen Blattkreise nicht mehr so dicht aneinander schlossen. Dasselbe Ergebnis hatten Versuche, bei denen die Sprosse nur von unten beleuchtet wurden. Die Gläser waren oben und an den Seiten mit schwarzer Pappe umhüllt, standen auf einem Dreifuß, ein darunter liegender Spiegel ließ das Licht von unten einfallen. Sprosse von 6,1 cm Länge wurden vom 17.—26. Juni so aufgestellt, und sie erfuhren in den 9 Tagen nur einen Zuwachs von 1,4 cm. Die Blätter änderten ihre Stellung kaum, sie kamen nur etwas flacher zu stehen. Nur bei einer Versuchspflanze war zu beobachten, daß ein neuer Seitenzweig stärker wuchs und seine kleinen Blättchen nach unten umschlug. Diese Erscheinung ist dadurch zu erklären, daß im allgemeinen die jungen Seitenzweige, wenn sie stark gewachsen sind, stärker empfindlich sind für den Reiz, den Lichtverminderung auf sie ausübt. So fand ich z. B., daß auf Stufe 5, wo noch gar kein Zurückschlagen der Blätter des Hauptsprosses zu bemerken war, einigemal die Blättchen des stark gestreckten Seitenzweiges schon etwas umgeschlagen waren, während die Blätter der alten Pflanze nur wagrecht vom Stengel abstanden.

Aus den oben geschilderten Versuchen lassen sich folgende Resultate zusammenfassen: Über das Verhalten im sogenannten heliotropischen Kasten kann nichts Allgemeines gefolgert werden, da die Pflanze ihre Blätter darin umschlagen kann oder auch nicht, wie das gerade durch ihre Größe oder durch die Beleuchtungsverhältnisse bedingt wird. In dem geschlossenen Blechkasten schlagen die Blätter bei der von mir angenommen Entfernung vom Fenster alle zurück, während von einem Umschlagen garnicht die Rede sein kann, wenn die vordere Wand entfernt wird. Werden alle Seiten eines Gefäßes von dunkler Pappe umhüllt, so daß nur von einer Richtung, entweder von oben oder von unten, Licht zu den darin befindlichen Sprossen gelangen kann, so verhalten sie sich genau so, wie wenn sie sonst im Hellen stehen.

Den Einfluß der verschiedenen Lichtintensitäten auf *Ceratophyllum* habe ich festgestellt, und ich versuchte nun nachzuweisen, ob die Lichtqualitäten diese Pflanze auch beeinflussen, d. h. ob verschiedenfarbiges Licht verschieden wirkt. Ich benutzte zu meinen Untersuchungen doppelwandige Glasglocken von 25 cm Höhe. Die eine war mit Kupferoxydamoniak, die andere mit doppelchromsaurem Kali gefüllt. Zur Kontrolle der Versuche bediente ich mich noch einer dritten mit Wasser gefüllten Glasglocke. Diese Glocken wurden an einem Südfenster aufgestellt und mit aufrechten *Ceratophyllum*-Sprossen beschickt.

Das verschiedene Verhalten der Pflanzen in dem verschiedenfarbigen Licht zeigt am übersichtlichsten eine kleine Tabelle wie die folgende.

Tabelle XVIII.

Datum	Weiß		Blau	
	Sproßlänge	Verhalten der Blätter	Sproßlänge	Verhalten der Blätter
1. VI. 15.	5,3 cm	Bl. n. ob. dicht aufeinan.	5,0 cm	Bl. n. ob. dicht aufeinan.
2. VI.	5,5 „	„ „ „ „ „	5,2 „	„ „ „ „ „
4. VI.	5,5 „	„ „ „ „ „	5,4 „	„ „ „ „ „
7. VI.	5,5 „	„ „ „ „ „	5,5 „	„ „ „ „ „
8. VI.	5,5 „	„ „ „ „ „	5,5 „	„ „ „ „ „
12. VI.	5,5 „	„ „ „ „ „	5,7 „	„ „ „ „ „
	0,2 cm	Gesamtzuw. tgl. 0,018 cm	0,7 cm	Gesamtzuw. tgl. 0,068 cm

Datum	Gelb	
	Sproßlänge	Verhalten der Blätter
1. VI. 15.	7,2 cm	Blätter nach oben dicht aufeinander
2. VI.	7,4 „	„ weiter auseinander
4. VI.	8,6 „	„ „ „
7. VI.	9,5 „	„ „ „
8. VI.	9,6 „	„ „ „
12. VI.	14,5 „	„ „ „
	7,3 cm	Gesamtzuwachs tgl. 0,663 cm.

Aus dieser Tabelle ist zu ersehen, daß zwischen dem Verhalten im blauen und gelben Licht ein großer Unterschied besteht, daß er aber zwischen dem weißen und blauen Licht nur recht gering ist. Das ist auch nicht anders zu erwarten, denn es ist bekannt, daß die Wirkung des blauen Lichtes auf das Pflanzenwachstum sehr ähnlich der des gewöhnlichen Tageslichts ist. Unter der blauen Glocke war der Sproß in 11 Tagen 0,7 cm gewachsen, also durchschnittlich täglich 0,068 cm, während der Sproß im gelben Licht in derselben Zeit einen Zuwachs von 7,3 cm erfahren hatte, das ist im Durchschnitt täglich 0,663 cm. Im blauen Lichte blieben die Blätter wie zu Anfang dicht aufeinander liegen, gerade so wie auch unter der weißen Glocke. Im gelben Lichte dagegen rückten die Blattkreise auseinander durch das Wachstum des Stengels, so daß die Blätter nach einem Tage schon mehr auseinander wichen. Während die Landpflanzen im gelben Lichte etiolieren, tritt bei *Ceratophyllum* die analoge Erscheinung ein, es streckt sich stark. Aber zum Umschlagen der Blätter ist es bei allen diesen Versuchen nicht gekommen, da sie im Monat Juni stattfanden, in dem ja *Ceratophyllum* auch sonst keine Blattbewegungen ausführte, wie ich es S. 29—30 angegeben habe. Es war mir leider nicht möglich, diese Versuche im Winter anzustellen; dabei würde man vielleicht finden, daß die Sprosse im gelben Licht ihre Blätter umschlagen, da dies ja eine ähnliche Wirkung wie die Dunkelheit auf Landpflanzen hat. Aber auch für *Ceratophyllum* ist diese Folgerung erlaubt, denn aus den bisher ausgeführten Versuchen geht hervor, daß die Strahlen von verschiedener Wellenlänge auch bei dieser Pflanze verschiedene Wirksamkeit haben.

Um einigermaßen über das Verhältnis der Lichtintensitäten in den verschiedenfarbigen Glocken orientiert zu sein, nahm ich auch hier Versuche mit photographischem Papier zu Hülfe. Am 9. Juni erhielt ein Streifen dieses Papieres nach 40 Min. Belichtung in der blauen Glocke dieselbe Schwärzung wie nach 20 Min. unter der weißen Glocke. Unter der gelben Glocke trat dieselbe Schwärzung wie unter der weißen erst nach 6 Std. 25 Min. ein.

Es bleibt nur noch übrig festzustellen, in wieweit das Medium in dem sich die Pflanzen befinden, auf die Dunkelreaktion von *Ceratophyllum* einen Einfluß ausübt. Alle Versuche, die ich in den vorangegangenen Kapiteln geschildert habe, wurden in stehendem Leitungswasser ausgeführt, das nach 8—10 Tagen, je nach der Jahreszeit, gewechselt oder ergänzt wurde. Ich pflegte dies im allgemeinen nicht regelmäßig zu tun, sondern gewöhnlich, wenn die Sprosse ein Stück gewachsen waren und ihnen dadurch die Gläser zu klein wurden, brachte ich sie in größere, die ganz oder zum Teil mit frischem Leitungswasser gefüllt waren.

Bei einigen Versuchsexemplaren wechselte ich täglich das Wasser, doch zeigte sich bei ihnen keinerlei Unterschied gegenüber den Pflanzen, die tagelang im selben Wasser gestanden hatten. So hatte Mitte März ein Sproß von 5,2 cm Länge nach 3 Tagen im Dunkeln einen Zuwachs von 1,6 cm erreicht, während das Wasser täglich erneuert wurde; in dieser Zeit hatte er all seine

Blätter ganz zurückgeschlagen. Die Pflanze am Licht war dagegen in derselben Zeit nur um 0,2 cm gewachsen und hatte ihre Blattstellung nicht verändert; auch hierbei wechselte ich das Wasser jeden Tag.

Das Verhalten der Sprosse in fließendem Leitungswasser versuchte ich auch festzustellen. Jm Monat Juli brachte ich Versuchspflanzen in der Dunkelkammer unter fließendes Wasser, doch konnte ich zu keinem Ergebnis gelangen, weil an allen Sprossen nach je 2—4 Tagen sämtliche Blätter abfielen, während sie nur ganz wenig wuchsen. Ob diese Erscheinung nur durch das Fließen des Wassers oder auch durch eine innere Konstitution der Pflanze im heißen Sommer eintrat, konnte ich nicht ergründen, da das jeweilige Kontrollexemplar in stehendem Wasser auch in derselben Zeit seine Blätter abwarf. Allerdings trat dabei ein Wachstum auf und auch ein Umschlagen der Blätter, wenn diese nicht schon vorher abgefallen waren.

Ferner ist noch zu untersuchen, in wiefern die Zusammensetzung des Wassers von Bedeutung für die Dunkelerscheinungen bei *Ceratophyllum* ist. Um dies beurteilen zu können, brachte ich Versuchspflanzen in destilliertes Wasser. Es ergab sich, daß die Sprosse darin gerade so auf die Dunkelheit reagierten wie in gewöhnlichem Leitungswasser; denn sie streckten sich und schlugen ihre Blätter zurück und zwar in derselben Zeit wie bei anderen Versuchen.

Es bleibt nun noch die Frage offen, ob die Dunkelreaktionen durch andere Zusammensetzungen des Wassers begünstigt oder gehemmt werden können. Ich denke hierbei zunächst an Lösungen von Metallsalzen, von denen Goebel[1]) angibt, daß sie in geringen Mengen „stimulierend“ wirken (so z. B. Aluminiumnitrat, -sulfat, Kobalnitrat, -sulfat, Kupfersulfat u. s. w.) und in geringen Mengen eine charakteristische Reizwirkung ausüben können. Ich halte es für sehr interessant zu ergründen, ob Lösungen von diesen Salzen die Dunkelerscheinungen von *Ceratophyllum* beeinflussen, und ich werde mir vorbehalten, später Untersuchungen darüber anzustellen.

Noch einen anderen äußeren Faktor prüfte ich auf seinen Einfluß gegenüber dem Verhalten von *Ceratophyllum* im Dunkeln. Das war die Elektrizität, die neuerdings so vielfach auch bei botanischen Problemen angewandt wird. Ich brachte Versuchspflanzen in Wasser, durch das ich einen elektrischen Strom schickte, indem ich in dem Glasgefäß die Sprosse zwischen eine Zink- und eine Kupferplatte stellte, die durch einen Kupferdraht mit einander verbunden waren. Auch bei dieser Versuchsanordnung war dasselbe Verhalten wie bei gewöhnlichen Versuchen zu bemerken. Denn die Sprosse im Dunkelschrank wuchsen gerade so und schlugen in derselben Zeit wie sonst ihre Blätter zurück. Stellte man dieselben Sprosse nachher in gewöhnliches Leitungswasser ohne

---

[1]) Goebel, Einleitung in die experimentelle Morphologie der Pflanzen. Leipzig 1908. S. 24.

elektrischen Strom, so traten auch wiederum die bekannten Dunkelerscheinungen ein; dies ist ein Zeichen dafür, daß die Pflanzen durch Elektrizität keinerlei Veränderung erfahren haben.

Aus diesen Versuchen geht hervor, daß die bis jetzt untersuchte verschiedene Zusammensetzung des Wassers keinerlei Bedeutung für die Dunkelreaktion von *Ceratophyllum* hat. Außerdem konnte ich bis jetzt nachweisen, daß die Dunkelerscheinungen durch gewisse andere Umstände beeinflußt werden, nämlich durch die Temperatur, den Entwicklungszustand der Pflanzen, die Lichtintensität und die Lichtqualität.

III. Erklärung des Verhaltens von Ceratophyllum.

Außer diesen Einflüssen ist die jeweilige Lage der Pflanzen von großer Wichtigkeit für ihr Verhalten im Dunkeln, wie sich aus Versuchen ergeben hat, die angestellt wurden, um zu prüfen, ob auch geotropische Erscheinungen bei diesen Vorgängen mitwirken. Zur Orientierung wurden Versuche mit invers und horizontal aufgestellten Sprossen ausgeführt. Zunächst brachte ich Sprosse dieser Pflanze in eine inverse Stellung, wobei die Spitze unten, die Basis oben zu stehen kam[1]). Ich ordnete die Versuche folgendermaßen an: Bei 2 gleich großen *Ceratophyllum*-Sprossen, deren Blätter nach der Spitze zu fest aufeinander lagen, wurde an das obere Ende eine Glasperle[2]), an das untere Ende ein Kork durch einen Faden befestigt. Das eine Glasgefäß wurde sodann an ein Nordfenster, das andere in den Dunkelschrank gestellt. Es zeigte sich nach einigen Tagen bei dem Lichtexemplar keine Veränderung, bei dem Dunkelexemplar hoben sich dagegen die ältesten Blätter, bis sie beinahe wagrecht vom Stengel abstanden, während die mittleren und jüngsten Blätter in normaler Stellung blieben. Außerdem war ein Unterschied im Wachstum des Stengels zu bemerken. Die Pflanze am Licht war kaum etwas größer geworden, die im Dunkeln war aber um viele Zentimeter gewachsen. Das Wachstum eines solchen inversen Sprosses zeigt deutlich Tabelle XIX, bei der ich der Übersicht halber es nicht für nötig halte, alle Tagesmessungen anzugeben.

Die Pflanze hat einen großen Zuwachs erfahren, und zwar ist er 30,7 cm in 40 Tagen; aber sie ist doch nicht so stark gewachsen wie in der aufrechten Stellung. Denn sie ist täglich durchschnittlich 0,73 cm gewachsen, während ich bei aufrechten Sprossen einen täglichen Zuwachs bis zu 1,58 cm beobachten konnte. Das Hauptwachstum trat erst ein, nachdem die Pflanze schon längere Zeit dunkel gestanden hatte. Die älteren Blätter

---

[1]) Zu diesen wie auch zu den folgenden Versuchen wurden immer nebenher Kontrollversuche mit aufrecht stehenden Sprossen gemacht, damit eine gute Reaktionsfähigkeit des Materials und die sonstigen zum Umschlagen der Blätter nötigen äußeren Bedingungen erwiesen waren.

[2]) Ich befestigte bei allen inversen Versuchen unten an die Pflanzen eine Glasperle, damit sie in den Glaszylindern nicht oben aufschwimmen oder gar das Ende aus dem Wasser strecken konnten. Auf manchen Abbildungen sind diese Perlen oder deren Fäden auch zu sehen.

haben ihre Stellung auch dreimal geändert, indem sie sich so einstellten, daß sie ungefähr einen rechten Winkel mit der Hauptachse bildeten, dann in ihre ursprüngliche Lage zurückkehrten, um dann von neuem wieder wagrecht vom Stengel abzustehen. Diese Stellungsänderung haben wir schon bei den aufrechten Dunkelsprossen beobachtet, allerdings handelte es sich dort um fast alle Blätter, nur die allerjüngsten waren nicht mit inbegriffen, hier bewegten sich dagegen nur die ältesten Blätter.

Vertauscht man bei diesen zwei Versuchspflanzen die Standorte, d. h. bringt man das Lichtexemplar in den Dunkelschrank und umgekehrt, so sieht man, daß bei dem Sproß am Fenster keine Veränderung eintritt, während bei der dunkelgestellten Pflanze sich allmählich die Blätter der ältesten Quirle heben, um sich dann genau so zu bewegen, wie ich es eben beschrieben habe. Es

Tabelle XIX.

Datum	Gesamtlänge	Verhalten der Blätter.
24. III. 15.	9,8 cm	Blätter ganz geschlossen
25. III.	10,0 „	ältere „ wagrecht
26. III.	10,3 „	„ „ „
29. III.	10,6 „	„ „ wieder mehr geschlossen
31. III.	10,7 „	„ „ „ ganz „
19. IV.	19,5 „	„ „ beinahe wagrecht
23. IV.	28,5 „	„ „ „ „
24. IV.	29,6 „	„ „ wagrecht
26. IV.	30,5 „	„ „ „
28. IV.	32,0 „	„ „ „
1. V.	35,5 „	„ „ „
3. V.	38,5 „	„ „ „
5. V.	40,5 „	„ „ „

bleibt nur noch zu erwähnen übrig, daß der Sproß, der nun am Licht steht, sein Wachstum rasch einstellt, während der im Dunkeln zu wachsen beginnt. Bei diesen Versuchen mit invers gestellten Sprossen in der Dunkelheit kommen also die Blätter in der Hauptsache auch so zu stehen, daß ihre Spitzen nach unten, d. h. nach der Erde zu gerichtet sind; diese Richtung nehmen sie ja auch bei aufrechten Sprossen an.

Auch bei folgenden Versuchen ist dasselbe Verhalten wie bei den aufrechten Pflanzen zu beobachten. Ein inverser Sproß von 9 cm Länge wurde 12 Tage im Dunkeln gehalten, wobei er sich auf 12,2 cm streckte. Danach wurde er aufrecht gestellt, aber auch dabei noch im Dunkelschrank gelassen. Nach 2 Tagen war er 14,5 cm lang, und alle seine Blätter standen wagrecht vom Stengel ab. Nach weiteren 6 Tagen waren alle Blätter ganz umgeschlagen, und der Sproß war auf 21,0 cm herangewachsen. Das Wachstum war in der aufrechten Stellung größer, aber die Pflanze brauchte mehr Zeit, um ihre Blätter zurückzuschlagen, als wenn sie gleich aufrecht ins Dunkle gekommen wäre. Der entsprechende Versuch an einem aufrechten Dunkelsproß, der später invers ge-

stellt wurde, zeigte ein analoges Verhalten. Diese Versuche ergaben außer dem verschiedenen Wachstum keinen großen Unterschied zwischen dem Dunkel- und dem Lichtexemplar, stärker war der Gegensatz im Verhalten der Sprosse in wagrechter Lage.

Die Versuche wurden dadurch ermöglicht, daß ich an die Spitze und das Ende der Sprosse je eine schwere Glasperle und an die Mitte einen Kork befestigte, wodurch die Pflanzen gezwungen wurden, in der Mitte der breiten Standgefäße wagrecht zu schwimmen. Von zwei derartig aufgestellten Versuchspflanzen wurde die eine an ein Nordfenster, die andere in den Dunkelschrank gebracht. Bei der ersteren bildeten bald nach Beginn des Versuches die Blätter auf der oberen Seite des Sprosses einen viel kleineren Winkel mit der Hauptachse als die Blätter auf der unteren Seite. Mit der Zeit aber richteten sich die Blätter auf der oberen Seite



Fig. 19. Wagrechte Ceratophyllum-Sprosse am Licht.
A bald nach Beginn des Versuches, *B* nach 8 Tagen.

auf, und nach 8 Tagen hatten sie sich so weit erhoben, daß der Winkel, den sie mit der Achse bildeten, größer war als der, den die unteren Blätter gegen die Achse einnahmen. Das Verhalten des Sprosses bald nach Beginn des Versuches und nach 8 Tagen zeigt Figur 19.

Das Lichtexemplar war in den 8 Tagen um 0,2 cm gewachsen, nämlich von 6,7 auf 6,9 cm. Der Sproß im Dunkeln streckte sich in 11 Tagen um 6,6 cm. Anfangs standen seine Blätter in gleichen Winkeln zu beiden Seiten von der Hauptachse ab, und zwar war der Winkel ein recht kleiner, denn die Blätter lagen ziemlich fest an dem Stengel an. Schon nach einem Tage hatten sich die Blätter alle vom Stengel weg gehoben, so daß sie einen größeren Winkel mit der Achse bildeten, und nach einem weiteren Tage hatten sich die Blätter der unteren Seite noch mehr vom Stengel entfernt als die der oberen. Nach 4 Tagen sah der Sproß so aus, wie es Figur 20 angibt.

Die unteren Blätter bildeten einen rechten Winkel mit der Hauptachse und neigten die Spitzen etwas zurück, so daß man sie fast „etwas umgeschlagene“ Blätter nennen konnte. Außerdem war noch bemerkenswert, daß die Endknospe das Bestreben hatte, immer senkrecht nach unten zu wachsen. Bei allen Pflanzen, die zu diesen Versuchen dienten, stand die Spitze jeden Morgen nach unten, obwohl ich am Tage zuvor den Sproß so gestellt hatte, daß die Endknospe senkrecht nach oben zu stehen kam.

Nicht nur die Blätter allein ändern ihre Lage zur Hauptachse, sondern auch die Seitenzweige führen Bewegungen aus, wie ich es für die aufrechten Pflanzen schon dargelegt habe (S. 21—26). Bei den eben geschilderten Versuchen mit wagrechten Sprossen

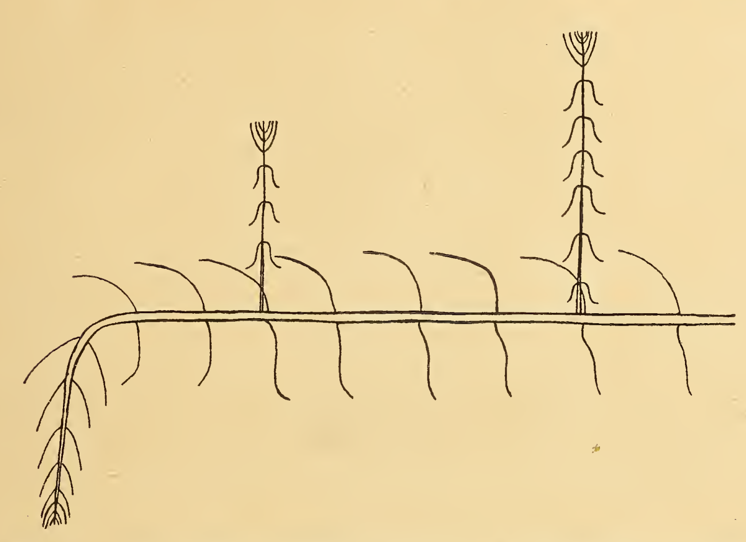


Fig. 20.[1]) Wagrechter Ceratophyllum-Sproß im Dunkeln nach 10 Tagen.

am Licht sieht man aus Figur 19, daß die 3 Seitenzweige, die anfangs schräg nach unten gerichtet waren, sich erhoben haben und dann fast parallel dem Stengel zu stehen kommen. In dieser Lage verharrten sie während der weiteren Versuchsdauer. Anders verhalten sich die Seitensprosse bei wagerechten Dunkelexemplaren. Hier kann man beobachten, daß die Seitenzweige, die ursprünglich wie die am Licht schräg nach unten gerichtet waren und ungefähr einen Winkel von 60—70 Grad mit dem oberen Teil des Stengels bildeten, sich im Laufe des Versuches rasch (rascher als wie bei den am Licht stehenden Pflanzen) an den Stengel anlegen. Dann biegen sie sich noch weiter, bis sie

[1]) Auf Figur 20 sind die Seitenzweige der Einfachheit halber auf der Stengeloberseite angegeben. Die Abbildung gilt aber auch dann, wenn die Sietenzweige sich ursprünglich auf der Stengelunterseite befinden, denn sie biegen sich, bis sie senkrecht nach oben zu stehen kommen.

ein regelrechtes Knie mit der Hauptachse bilden und somit senkrecht nach oben gerichtet sind, was auf Abbildung 20 deutlich zu sehen ist. In dieser Lage bleibt der junge Seitensproß nun stehen und wächst sehr schnell in die Höhe, während seine Blätter sich nach unten zurückschlagen. So hat ein Sproß, der in 7 Tagen auf 10,0 cm heranwuchs und dann sein Wachstum einstellte, in 13 Tagen einen Seitensproß von 25,5 cm Länge senkrecht in die Höhe getrieben. Diese Aufrichtung ist wohl einem negativen Geotropismus zuzuschreiben, der diese Lage der Seitensprosse im Dunkeln bedingt. Warum dieser aber bei den belichteten Exemplaren nicht so stark zum Ausdruck kommt, ist schwer zu erklären, da von einem negativen Heliotropismus sonst keine Anzeichen vorhanden sind.

Bei invers stehenden Pflanzen verhalten sich die neuen Triebe etwas anders. Bei inversen Sprossen am Licht wachsen die Seitensprosse in derselben Lage wie bei aufrechten Pflanzen, sie stehen der Hauptachse gleichgerichtet, also in diesem Falle nach unten zu. Bei inversen Sprossen im Dunkeln wachsen die neuen Seitensprosse zuerst auch in derselben Richtung wie die Mutterpflanze. Bald aber biegen sie sich zu einer wagrechten Lage, um dann die Spitze nach oben zu strecken. So wachsen die Seitenzweige weiter, und zwar ziemlich rasch, in entgegengesetzter Richtung wie die alte Pflanze, und dabei schlagen sie ihre Blätter nach unten zurück. Dies zeigt Figur 21, die einen invers gestellten Sproß mit 3 jungen Seitensprossen darstellt. Auch hier scheint der negative Geotropismus zu veranlassen, daß die Seitenzweige in der Dunkelheit ihre Stellung ändern und senkrecht in die Höhe wachsen.

Bringt man eine solche Pflanze, deren neuer Seitensproß senkrecht in die Höhe gewachsen ist und seine Blätter umgeschlagen hat, ans Licht, so kann man nach einiger Zeit sehen, daß der Seitenzweig eine wagrechte Stellung einnimmt, und daß auch seine Blätter senkrecht vom Stengel abstehen. Allmählich sinkt er immer mehr und mehr hinunter, bis er ungefähr wieder parallel der Hauptachse und zwar wie diese mit der Spitze nach unten gerichtet ist. Auch die Blätter des jungen Sprosses bewegen sich dabei und stellen sich nach seiner Spitze zu ein. Ich führte auch noch einen weiteren ähnlichen Versuch aus: Eine invers aufgestellte Pflanze mit 2 Seitensprossen brachte ich in den Dunkelschrank. Hier blieb der Hauptsproß fast unverändert, die Seitenzweige streckten sich nach oben und schlugen ihre Blätter um. Dann stellte ich die Pflanze aufrecht und ließ sie weiter im Dunkeln. Es zeigte sich nach einigen Tagen, daß die Seitensprosse von 6 auf 8,5 cm herangewachsen waren und sich an der Basis so gebogen hatten, daß sie nun wieder nach oben in die Höhe standen, also parallel der Hauptachse gerichtet waren. So hatten die Seitenzweige eine Biegung von ungefähr 180° ausgeführt, und ihre Blätter waren dabei umgeschlagen geblieben. Aus diesem Verhalten der Seitensprosse ist wiederum zu schliessen, daß es

wahrscheinlich der negative Geotropismus ist, der die Seitenzweige beeinflußt.

Wenn ich nun die hier geschilderten Versuche und ihre Ergebnisse mit den früher von Möbius beschriebenen vergleiche, ergeben sich gewisse Unterschiede sowohl in den Resultaten als auch in den aus diesen gezogenen Folgerungen. Meine Beobachtungen an den Hauptsprossen von *Cerathophyllum* stimmen alle mit den von Möbius mitgeteilten überein, während die an Seiten-



Fig. 21. Inverser Ceratophyllum-Sproß mit 4 Seitenzweigen im Dunkeln nach 12 Tagen.

sprossen etwas anders verlaufen sind. Daß ich hierbei zu anderen Resultaten kam, ist dadurch zu erklären, daß Möbius die Untersuchungen meistens nicht lange genug fortsetzte. Außerdem ist wahrscheinlich die Verschiedenheit dieser Feststellungen dadurch bedingt, daß die Versuche zu verschiedenen Zeiten stattgefunden haben; denn, wie ich oben gezeigt habe, reagiert die Versuchspflanze in den verschiedenen Jahrenzeiten nicht gleichartig. So schreibt Möbius S. 41: „Mangel an Material und die Ungunst

der fortgeschrittenen Jahreszeit veranlaßt mich, die Fortsetzung meiner Untersuchungen an Wasserpflanzen auf eine geeignetere Zeit zu verschieben.“ Der Hauptunterschied in den 2 verschiedenen Beobachtungen liegt in dem Verhalten der jungen Seitensprosse an verdunkelten, aufrechten *Ceratophyllum*-Sprossen. So berichtet Möbius S. 4: „Nach mehrtägiger Verdunkelung sind an dem aufwärts stehenden Sproß dessen Blätter und Seitenzweige nach unten gebogen. Die Seitenzweige beschreiben in ihrem basalen Teil einen kurzen nach unten offenen Bogen und ihre Spitze ist nach unten gerichtet.“ Diese Erscheinung konnte ich auch bemerken, doch war es nur ein Übergangsstadium, denn nach kurzer Zeit standen die Seitensprosse nach oben und schlugen ihre Blätter nach unten zurück. Das Verhalten der inversen Dunkelsprosse stimmte bei den Untersuchungen von Möbius und meinen überein, denn bei allen Versuchen stellten sich die Seitensprosse nach oben ein, und ihre Blätter wurden umgeschlagen. Doch bei inversen Hellpflanzeu konnte ich keine Veränderung an der Lage der Seitenzweige beobachten, während nach Möbius die meisten wagrecht zu stehen kamen. Auch an horizontal schwimmenden Hauptsprossen im Dunkeln war zu bemerken, daß sich die Seitensprosse nach oben streckten und ihre Blätter alle zurückschlugen, wie ich es S. 42—43 geschildert habe.

Es ergibt sich hieraus für das Verhalten von *Ceratophyllum* im Dunkeln folgende Zusammenfassung:

1) Bei aufrechter Stellung des Hauptsprosses werden die Blätter nach unten umgeschlagen, und die Seitensprosse stehen nach oben, d. h. nach der Endknospe zu und schlagen auch alle ihre Blätter zurück.

2) Bei inverser Stellung des Hauptsprosses wird die Lage der Blätter nicht wesentlich verändert. Die Seitensprosse kommen auch nach oben zu stehen und schlagen ihre Blätter zurück.

3) Bei horizontaler Stellung des Hauptsprosses erfahren die Blätter nur eine geringe Veränderung. Die Seitensprosse stellen sich senkrecht zur Mutterachse ein, so daß sie nach oben gerichtet sind. Ihre Blätter werden zurückgeschlagen.

Diese merkwürdige Erscheinung im Dunkeln, das Aufrichten der Seitensprosse in jeder Lage des Hauptsprosses wird wahrscheinlich der Wirkung des negativen Geotropismus zuzuschreiben sein. Wenn Möbius das nicht annehmen konnte, so ist es auf die anderen Resultate seiner Untersuchungen zurückzuführen. Er gibt S. 8 eine andere Auslegung; nämlich: „daß die Hauptachse die Richtung ihrer Blätter und Seitenzweige und diese letztere wieder die ihrer Blätter beeinflußt.“ Diese Erklärung ist jedoch für meine Ergebnisse nicht zutreffend, wie es besonders aus folgenden Versuchen hervorgeht.

Von einem *Ceratophyllum*-Sproß, der einen Seitenzweig trug, wurde der Gipfel so weit abgeschnitten, daß über dem Ansatz des neuen Sprosses nur noch ein Knoten stehen blieb. Dieser Sproß wurde in inverser Stellung in die Dunkelheit gebracht. Auch dieser Seitenzweig richtete sich auf, und er stand nach einem Tage

mit seiner Spitze senkrecht nach oben, während seine Blätter umgeschlagen wurden. Von einem anderen Sproß mit einem Seitenzweig wurde der untere Teil so abgeschnitten, daß gerade noch die Ansatzstelle des Seitensprosses am Hauptstengel blieb. Auch dieser Sproß wurde invers in den Dunkelschrank gestellt. Nach 3 Tagen war er von 12 auf 15 cm gewachsen, der Seitenzweig hatte sich nach oben aufgerichtet und seine Blätter waren nach unten umgeschlagen. — Die Seitensprosse wurden auch hierbei wiederum beidemale nach oben eingestellt, was vermutlich der negative Geotropismus bewirkt hat.

Alle bisher angestellten Versuche zeigen, daß *Ceratophyllum* bei Lichtentziehung gegenüber den hauptsächlich in Betracht gezogenen Landpflanzen Abweichungen aufweist. Diese betreffen zunächst die Streckung der Internodien im Dunkeln. Das in der Dunkelheit so stark erfolgende Wachstum der einzelnen Glieder und somit der ganzen Sprosse kann den Etiolementserscheinungen der Landpflanzen angereiht werden. Es besteht jedoch ein ganz wesentlicher Unterschied zwischen dem Verhalten von *Ceratophyllum* und dem der Landpflanzen, der schon an anderer Stelle hervorgehoben wurde. Während bei *Ceratophyllum* eine nachträgliche Streckung der ausgebildeten Stengelteile erfolgt, findet bei etiolierten Landpflanzen ein abnormes Längenwachstum der austreibendeu Glieder statt. Ferner verlieren die Sprosse von *Ceratophyllum,* wenn sie noch so lange Zeit unter günstigen Bedingungen im Dunkeln verbleiben, ihre Blätter und ihre grüne Farbe nicht, hingegen werfen die anderen Pflanzen bei längerem Aufenthalte in der Dunkelheit ihre Blätter ab und werden gelb. Sie unterscheiden sich aber nicht nur in dem Verhalten der schon vorhandenen Teile, sondern auch in dem der unter Lichtabschluß neu ausgebildeten; bei *Ceratophyllum* erhalten die im Dunkeln entwickelten Blätter dieselbe Form wie die am Licht, während die Landpflanzen etiolieren, d. h. ihre Blätter verkümmern. Die jungen Seitentriebe verhalten sich gerade wie die Hauptsprosse in ihrem Gegensatz zu den Landpflanzen. Bei den letzteren sind die in der Dunkelheit gewachsenen und auch die erst ausgetriebenen Seitensprosse gelb bis weiß gefärbt, bei *Ceratophyllum* sind die im Dunkeln gewachsenen neuen Triebe grün. Auch die Seitensprosse, die erst in der Dunkelheit ausgetrieben haben, sind meistens grün, nur ganz vereinzelt fand ich welche, die von hellrosa oder gelber Farbe waren. Diese verschiedene Färbung kommt dadurch zustande, daß die Anlage der ersteren schon weiter vorgeschritten war als die der letzteren, als die Pflanzen in den Dunkelschrank gebracht wurden. Dieser Gegensatz zwischen *Ceratophyllum* und den Landpflanzen besteht nicht nur bei Gewächshauskulturen dieser Wasserpflanze, sondern auch unter natürlichen Bedingungen im Freien. So fand ich am Boden der Gewässer langgestreckte Formen, deren Stengel manchmal 1,50—2 m lang waren, aber immer waren die Sprosse grün; nur die allerältesten Stengelglieder sahen öfters bräunlich aus, diese Färbung wurde aber von äußerlich anhaftendem Schlamm hervorgerufen. Ich fand

teils *Ceratophyllum*-Exemplare, deren Internodien stark gestreckt waren, teils andere mit nur kleinen Stengelgliedern. So ließ die Gestalt der Pflanzen Rückschlüsse auf ihren Standort zu. Die Internodien der am Licht gewachsenen Sprosse waren gewöhnlich 1,5—2 cm lang, während die Stengelglieder der an dunkleren Stellen gefundenen Pflanzen eine Länge von 3—5,5 cm aufwiesen. Ich konnte sogar feststellen, daß ein Glied eines Seitensprosses, den ich gerade aus einem Weiher gezogen hatte, 8,5 cm lang und dunkelgrün war.

Aber nicht nur die starke Streckung der Internodien kommt im Freien bei *Ceratophyllum* vor, sondern auch das Umschlagen der Blätter, das verschieden stark auftritt, da es von der jeweiligen Beleuchtung abhängig ist. Auch diese zweite Dunkelerscheinung will ich mit anderen durch Verdunkelung hervorgerufenen Bewegungen vergleichen und zu erklären versuchen. Es besteht kein Zweifel, daß hier eine Reizwirkung vorliegt, denn aus den Erscheinungen der Schlafbewegungen ist bekannt, daß die Dunkelheit als Reiz auf die Pflanzen wirkt. Aber diese Reizbewegung bei *Ceratophyllum* ist von so eigentümlicher Natur, daß sie in keine der Gruppen unterzubringen ist, in welche die paratonischen Bewegungen der Pflanzen eingeteilt werden. Diese zerfallen nämlich in die Tropismen und die Nastieen; die erstgenannten Bewegungen kommen bei dieser Dunkelerscheinung überhaupt nicht in Betracht, weil die Richtung des Reizes nicht in einer ganz bestimmten Beziehung zur Richtung der Bewegung steht. Von den Krümmungsbewegungen können nur die nyctinastischen Bewegungen in Frage kommen Aber auch unter diese Gruppe können die Dunkelerscheinungen von *Ceratophyllum* nicht gerechnet werden, weil *Ceratophyllum* nicht jeden Abend die Blätter zurückschlägt. Wenn auch oben eine gewisse Periodizität festgestellt wurde, so ist es doch eine andere wie bei den Nyctinastieen, denn bei den bis jetzt bekannten schlafenden Pflanzen tritt diese bei jedem Wechsel von Hell und Dunkel, also normalerweise jeden Abend auf, während bei *Ceratophyllum* nur eine Periodizität in der Dunkelheit beobachtet wurde. Die Reizerscheinungen an *Ceratophyllum* gehören daher nicht zu den eigentlichen Nyctinastieen, aber nicht nur deshalb, weil sie in der Zeitdauer, in der diese Bewegungen erfolgen, mit diesen nicht übereinstimmen, sondern auch, weil die Art der Bewegung eine andere ist. Bei den Nyctinastieen der Blätter unterscheidet man nämlich Nutations- und Variationsbewegungen, deren Vorkommen getrennt ist. Bei den ersteren findet die Bewegung infolge von Wachstum, bei den anderen durch Turgoränderungen statt, wobei sie vermittels Gelenken ausgeführt wird. Turgorbewegungen in Abhängigkeit vom Tageswechsel zeigen von bekannteren Pflanzen besonders schön die Bohnen, Mimosen und Sauerklee-Arten [1]). Wachstumsbewegungen

---

[1]) Pfeffer, Die periodischen Bewegungen der Blattorgane. Leipzig, 1875.
Pfeffer, Untersuchungen über die Entstehung der Schlafbewegungen der Blattorgane. Leipzig, 1907. Abhandlungen der königl. sächsichen Gesellschaft der Wissenschaften, mathem.-naturwiss. Klasse. Bd. XXX.

findet man bei den Balsaminen und Amaranthus-Arten. Außer den periodischen Bewegungen der Laubblätter sind auch solche der Blütenblätter bekannt. Auch diese finden durch ungleiches Wachstum der Innen- und Außenseite am Grunde der Blütenblätter statt. Bei diesen Blatt- oder Blütenbewegungen kommt ein Wachstum vor ohne Ausbildung eines besonderen Gelenkes. Bei *Ceratophyllum* dagegen ist die wachsende Zone als eine Art Gelenk ausgebildet, so daß zwei Erscheinungen zusammen vorkommen, denn die Gelenkzone wächst deutlich. Dadurch unterscheiden sich die Blattbewegungen bei *Ceratophyllum* von den anderen bis jetzt bekannten Krümmungserscheinungen und können in keine dieser Gruppen gebracht werden. Sie schließen sich am nächsten den Nyctinastieen an, denn auch sie weisen Nachwirkungen auf, wie ich sie S. 13 angegeben habe. Das Umschlagen der Blätter von *Ceratophyllum* stellt eine neue Art von Bewegung dar. Auf diese Blattbewegungen bei *Ceratophyllum* übt der Geotropismus keinen Einfluß aus, wohl aber beeinflußt er die Lage der Seitenzweige. Dabei ist merkwürdig, daß die Dunkelheit seine Wirkung offenbar begünstigt; denn es sind sonst eigentlich nur Erscheinungen bekannt, bei denen das Licht den Geotropismus beeinflußt, wie es Stahl[1]) für *Adoxa* gezeigt hat. Was die Blätter betrifft, so scheint bei ihren Bewegungen kein positiver Geotropismus in Betracht zu kommen, wie ja auch bis jetzt die Wirkung des positiven Geotropismus nur bei den Blättern einer Pflanze nachgewiesen wurde und zwar von Frank an Callitriche[2]). Dagegen übt die Lage der Hauptachse einen gewissen Einfluß auf die von der Dunkelheit hervorgerufene Stellungsänderung der Blätter aus, den wir noch nicht genauer definieren können.

Da für verschiedene lichtempfindliche Blätter die Reizbarkeit nur im oberen Teile liegt, so habe ich zu beobachten versucht, wie es sich damit bei *Ceratophyllum* verhält. Zu diesem Zwecke wurden Versuche mit Blättern gemacht, die nicht mehr aus allen Teilen bestanden. Zunächst schnitt ich von 2 Sprossen, deren Blätter 2 cm lang waren, 0,3 cm ab, so daß sie noch eine Länge von 1,7 cm hatten. Am 13. Juli stellte ich einen dieser Sprosse ans Licht, den anderen in den Dunkelschrank. Folgende kleine Tabelle gibt ihr Verhalten an.

Tabelle XX.

Datum	Im Dunkeln		Am Licht	
	Gesamtlänge	Verhalten der Blätter	Gesamtlänge	Verhalten der Blätter
13. VII.	7,3 cm	alle Blätter nach oben	6,7 cm	alle Blätter nach oben
14. VII.	8,3 „	„ „ umgeschlagen	6,8 „	„ „ „ „
15. VII	9,0 „	„ „ ganz umgeschl.	6,8 „	„ „ „ „
	1,7 cm Zuwachs		0,1 cm Zuwachs	

[1]) Stahl, Ernst, Einfluß des Lichtes auf den Geotropismus einiger Pflanzenorgane. (Ber. d. deutsch. botan. Gesellsch. Bd. 2. 1884. S. 383.)

[2]) Frank, A. B., Über die Lage und die Richtung schwimmender und submerser Pflanzenteile. (Beitr. z. Biologie d. Pflanzen. Herausgeg. von Cohn. Bd. I. 1875. Heft 2, S. 82.)

Der Sproß im Dunkeln hat sich in 2 Tagen um 1,7 cm gestreckt und seine Blätter ganz zurückgeschlagen, während der andere keinerlei Veränderung außer einem ganz geringen Zuwachs, nämlich 0,1 cm, aufwies. Letzteren Sproß brachte ich am 15. Juli in Dunkelheit, wo er nach 5 Tagen alle seine Blätter umgeschlagen hatte und einen Zuwachs von 2,7 cm erfahren hatte, denn er war am 20. Juli 9,5 cm lang. Zur selben Zeit beobachtete ich 2 Sprosse, deren Blätter ursprünglich eine Länge von 2 cm hatten, die aber zur Hälfte abgeschnitten worden waren. Auch hier zeigte der Dunkelsproß ein Wachstum, denn er streckte sich um 1,8 cm in 2 Tagen und seine Blätter wurden zurückgeschlagen, wie es die folgende Tabelle zeigt.

Tabelle XXI.

Datum	Im Dunkeln		Am Licht	
	Gesamtlänge	Verhalten der Blätter	Gesamtlänge	Verhalten der Blätter
13. VII.	6,5 cm	alle Blätter nach oben	6,5 cm	alle Blätter nach oben
14. VII.	7,5 „	„ „ umgeschlagen	6,7 „	„ „ „ „
15. VII.	8,3 „	„ „ ganz „	6,7 „	„ „ „ „
	1,8 cm Zuwachs		0,2 cm Zuwachs	

Nachdem der eine Sproß aus dem Lichte ins Dunkel gebracht worden war, erreichte er in 5 Tagen eine Streckung auf 11,8 cm, und seine Blätter waren alle zurückgeschlagen. Gleichzeitig hatte ich an 2 Sprossen die Blätter so gestutzt, daß von 2 cm Länge nur noch ungefähr 0,3 cm übrig blieben. So kam es, daß an manchen Stellen nur das basale Glied, an anderen noch ein Stückchen mehr vom Blatte am Stengel stehen geblieben war. Der Sproß am Licht wuchs in 7 Tagen von 6,5 cm auf 7,0 cm, während seine Blattreste unverändert blieben. Der Sproß im Dunkeln dagegen hat in derselben Zeit einen Zuwachs von 4,5 cm erfahren, denn er streckte sich von 7,5 auf 12,0 cm. Es zeigte sich ferner, daß diejenigen Blattreste, die nur aus dem basalen Gliede bestanden, keine Bewegung ausgeführt hatten; diejenigen, welche den untersten Abschnitt des eigentlichen Blattes noch besaßen, waren jedoch alle nach unten gekrümmt. Diese Versuche geben die Funktion des basalen und des übrigen Teiles der Blätter an. Das basale Glied führt die Bewegung aus, und der andere Teil des Blattes ist die treibende Kraft. Daher kann ein basales Glied allein keine Bewegung ausführen, denn es fehlt ihm die Veranlassung dazu. Es ist hier wie bei anderen Reizerscheinungen ein den Reiz perzipierendes und ein reagierendes Organ zu unterscheiden; also kann auch bei *Ceratophyllum* von einer Reizleitung gesprochen werden[1]).

[1]) Außer diesen besprochenen Bewegungserscheinungen von *Ceratophyllum* gibt Darwin in seinem Buche: „Das Bewegungsvermögen der Pflanzen". (Über-

IV. Vergleich mit anderen Wasserpflanzen.

Der Lichtmangel, der bei *Ceratophyllum* so große Veränderungen hervorruft, übt nicht bei allen Wasserpflanzen denselben Einfluß aus. Meine Untersuchungen ergaben, daß es einige Pflanzen gibt, die sich wie *Ceratophyllum* verhalten, während andere nur Ähnlichkeiten in ihrem Verhalten aufweisen, und wieder andere auf die Dunkelheit ganz anders oder garnicht reagieren.

Zunächst hielt ich mich an solche Wasserpflanzen, die dem *Ceratophyllum* im Habitus am meisten ähnlich sind, an die verschiedenen *Myriophyllum*-Arten.

1) *Myriophyllum spicatum.*

Ich ordnete die Versuche mit dieser Pflanze gerade so an, wie ich es früher für *Ceratophyllum* angegeben habe. Die Beobachtungen hierbei ergaben, daß die Dunkelheit auf sie ebenso wirkt, wie auf *Ceratophyllum*, d. h. die Sprosse erfahren im Dunkeln einen bedeutenden Zuwachs der alten Internodien und schlagen ihre Blätter nach unten um. Sie besitzen auch eine deutlich erkennbare Gelenkzone, und ein Längsschnitt durch die Ansatzstelle eines Blattes sieht gerade so aus wie die entsprechende Stelle bei *Ceratophyllum,* die ich in Figur 14 abgebildet habe. Zwei Sprosse von 9,6 cm wurden am 8. Juli aufrecht aufgestellt. Am 12. Juli war das Lichtexemplar 13,7 cm lang, während die Dunkelpflanze auf 17,1 cm herangewachsen war und ihre Blätter zurückgeschlagen hatte. Die Tatsache, daß auch der Sproß am Licht ein stärkeres Wachstum zeigte, als wie ich bei den entsprechenden *Ceratophyllum*-Sprossen fand, ist dadurch zu erklären, daß dieser Sproß in Blüte stand. Denn in diesem Zustande weisen die *Myriophyllum*-Stengel stärkeres Wachstum auf, weil sie bestrebt sind, ihre Blüten aus dem Wasser zu erheben. Die Größe des Zuwachses und die Zeitdauer, die zum Umschlagen der Blätter nötig ist, ist verschieden, wie ich es auch für *Ceratophyllum* angab, weil sie von äußeren Faktoren abhängig sind.

2) *Myriophyllum proserpinacoides.*

Die Pflanze weist in der Dunkelheit dieselben Erscheinungen auf wie *Ceratophyllum,* sowohl wenn sie ganz unter Wasser gehalten wird, als auch wenn ihr oberer Teil aus dem Wasser hervorragt. Gewöhnlich werden die unteren Blätter im Laufe des Versuches gelb und fallen dann ab, während die oberen Blätter ganz grün bleiben und für Lichtmangel sehr empfindlich sind; sie haben auch eine ausgebildete

---

setzt von J. V. Carus, 2. Aufl. Stuttgart 1899) eine Bewegung des Stengels dieser Wasserpflanze an, wie es auch vor ihm schon Rodier getan hat (Sur les mouvements spontanés et réguliers d' une plante aquatique submergée, le *Ceratophyllum* demersum in Comptes rendues von Paris 1877). Er berichtet folgendes: „Die Bewegungen sind auf die jungen Internodien beschränkt und werden je weiter am Stamm hinab immer geringer; sie sind wegen ihrer Amplitude merkwürdig. Rodier, spricht davon daß „die Zweige um ihre Wachstumsachsen eine Torsionsbewegung ausführten". Die Stämme von *Ceratophyllum* circumnutieren, und zwar in der Form von schmalen Ellipsen, von denen jede in ungefähr 26 Stunden vollendet wird".

Gelenkzone. Ein Sproß von 24,6 cm Länge wurde am 16. Juni an ein Nordfenster gestellt und war am 19. Juni schon 31 cm lang; diese Pflanze wächst auch am Licht sehr stark. In derselben Zeit aber hatte sich ein Sproß im Dunkelschrank von 23,6 cm auf 36,6 cm gestreckt und seine Blätter zurückgeschlagen. Figur 22 zeigt einen Teil der Sprosse nach 8 Tagen am Licht und im Dunkeln.

Die im Wasser lebenden Exemplare dieser Art unterscheiden sich von den außerhalb des Wassers lebenden Sprossen durch andere Blätter und durch die Rhizoiden, wie sie von Glück[1]) eingehend geschildert worden sind. Bei den Sprossen, die einige Zeit am Licht stehen, bilden die Stengel, Blätter und Wurzeln roten Farbstoff, Anthocyan. Die Pflanze ist für alle Art Reize sehr empfindlich; sie ist stark positiv heliotropisch und zeigt schöne Schlafbewegungen, wie sie ausführlich von Stahl[2]), Goebel[3]) und Wächter[4]) beschrieben wurden. Es läßt sich beobachten, daß die obersten Blätter, die bei Tage vom Stengel wagrecht abstehen, gegen Abend sich nach oben schließen, bis sie sich mit Eintritt der Dunkelheit ganz aneinander gelegt haben und ein festes Köpfchen bilden.

3) *Hippuris vulgaris.*

Das ist eine mit *Myriophyllum* verwandte Pflanze, die oft mit ihrem unteren Teile im Wasser wächst, obwohl sie keine eigentliche Wasserpflanze ist. Sie reagiert auf die Dunkelheit ähnlich wie *Ceratophyllum*. Ein im Wasser gehaltenes Dunkelexemplar streckte sich sehr stark und bewegte auch seine Blätter etwas nach unten, doch konnte es zu einem richtigen Zurückschlagen nicht kommen. Die Pflanze besitzt kein richtiges Gelenk, die Gelenkzone ist reduziert. Auf einem Längsschnitt durch einen Blattansatz ist ein Gürtel kleinerer Zellen deutlich erkennbar, aber sie verlaufen nicht einheitlich in der Querrichtung des Blattes, und ein Einschnitt auf der einen Seite des Blattansatzes fehlt gänzlich. Von 2 Versuchssprossen von 16,0 cm Länge, die am 30. Juni aufgestellt wurden, hatte sich das Dunkelexemplar bis zum 7. Juli auf 27,2 cm verlängert, während der Sproß am Licht auf 19,3 cm herangewachsen war. Die Pflanze im Dunkelschrank färbte sich gelb, und ihr Wachstum beruhte nicht auf nachträglicher Streckung der alten Internodien, sondern auf Ausbildung von neuen Stengelgliedern, so daß es sich bei dieser Pflanze um eine echte Etiolementserscheinung handelt.

Andere Pflanzen, deren Verhalten im Dunkeln eine teilweise Ähnlichkeit mit den bei *Ceratophyllum* festgestellten Erscheinungen hat, sind die *Elodea*-Arten. Durch ihr Strecken der alten Inter-

---

[1]) siehe Anm. [2]) Seite 1.

[2]) Stahl, Ernst, Über den Pflanzenschlaf und verwandte Erscheinungen. (Botan. Zeitg. 1897. S. 85, 86, 89.)

[3]) Goebel, Karl, Einleitung in die experimentale Morphologie der Pflanzen. 1908. S. 41.

[4]) Wächter, W., Beobachtungen über die Bewegungen der Blätter von *Myriophyllum pros.* (Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. 46. 1909. S. 418 u. folg.)

nodien bei Lichtabschluß sind sie *Ceratophyllum* ähnlich, aber ein Umschlagen der Blätter findet bei ihnen nicht statt, und sie weisen keinerlei Gelenk auf. Die nachträgliche Streckung der alten Stengelglieder ist bei diesen Pflanzen nicht so auffallend wie bei *Ceratophyllum*, weil sie sich auf eine größere Anzahl kleinerer Abschnitte verteilt.



A *B*

Fig. 22. Sprosse von *Myriophyllum proserpinacoides* nach 8 Tagen. *A* im Dunkeln, *B* am Licht.

4) *Elodea canadensis.*

Am 16. Juni wurden 2 Sprosse zum Versuche aufgestellt. Der Sproß am Licht hat sich in 10 Tagen nur um 1,5 cm gestreckt, während der im Dunkeln in derselben Zeit einen Zuwachs von 4,0 cm erfahren hat; von einer Bewegung der Blätter war nichts zu beobachten. Ich möchte noch bemerken, daß bei der Pflanze am Fenster eine Verlängerung dadurch zustande kam,

daß ein Spitzenwachstum am Licht erfolgte. Das war besonders groß, da die Pflanzen stark positiv heliotropisch sind; denn die Sprosse im Hellen zeigten immer eine deutliche Krümmung nach dem Fenster zu.

5) *Elodea densa.*

Vom 15. Juni bis 1. Juli wurden Sprosse dieser Pflanze beobachtet, es ergab sich dabei für das Lichtexemplar von 17,0 cm Länge ein Zuwachs von 2,3 cm und für den gleich langen Dunkelsproß einer von 8 cm, d. h. er hat sich beinahe um seine halbe Länge vergrößert; aber seine Blätter bewegten sich nicht.

6) *Elodea crispa.*

Zur selben Zeit wie *Elodea densa* wurden Sprosse dieser Pflanze beobachtet. Es konnte festgestellt werden, daß der Sproß im Hellen von 22,6 auf 29,3 cm gewachsen war, und daß die Dunkelpflanze sich von 22,6 auf 35,5 cm gestreckt hatte, ohne daß ihre Blätter eine Bewegung ausführten. Auch bei dieser Pflanze beruht das Wachstum im Dunkeln wie bei den zuvor besprochenen *Elodea*-Arten auf einer Streckung der alten Internodien, was hier deutlich an der Lage der gekräuselten Blätter sichtbar ist. Während sie zu Anfang des Versuches ganz dicht aneinander gedrängt waren, sind sie zu Ende desselben weit auseinander gerückt.

Die anderen Wasserpflanzen, die mir noch zu Gebote standen, weisen alle wie die *Elodea*-Arten keine Gelenkzone auf, und es fehlt ihnen im Dunkeln jede Blattbewegung. Sie reagieren teils auf die Dunkelheit überhaupt nicht, oder sie weisen Etiolementserscheinungen auf. Es ist bei den meisten fast kein Unterschied zwischen dem Dunkel- und dem Lichtexemplar zu beobachten. Beim genauen Messen zeigt es sich, daß die Pflanzen, die im Dunkelschrank standen, etwas stärker gewachsen sind als die am Fenster stehenden. Diese Verlängerung im Dunkeln beruht aber auf Spitzenwachstum, d. h. es wurden neue Internodien ausgebildet, und die alten wuchsen nicht mehr weiter. Von gleichen oder auch nur ähnlichen Dunkelerscheinungen wie bei *Ceratophyllum* kann also bei den folgenden Wasserpflanzen nicht die Rede sein, wie ich es an den einzelnen Beispielen zeigen werde. Es wurde von den folgenden Versuchspflanzen immer ein Sproß im Dunkeln und einer am Licht beobachtet.

Bei den zunächst genannten Pflanzen wurde nur Spitzenwachstum im Dunkeln bemerkt, ohne daß eine weitere Veränderung hinzutrat, so daß die Sprosse grün gefärbt blieben.

7) *Cabomba caroliniana.*

Es wurden Sprosse, die nur Wasserblätter entwickelt hatten, vom 15. Juni bis 1. Juli untersucht. Die Pflanze am Licht erfuhr in dieser Zeit gar keinen Zuwachs, während die Pflanze im Dunkeln von 16,0 auf 17 cm gewachsen war. Die Blätter standen fast alle so, daß ihre Fläche eine horizontale Ebene bildete; im Dunkeln war keine Änderung in ihrer Stellung zu bemerken.

8) *Callitriche verna.*

In derselben Zeit wie *Cabomba* beobachtete ich Sprosse dieser Pflanze. Es ergab sich für die 9,0 cm lange Pflanze am Fenster ein Zuwachs von 0,3 cm, für das Dunkelexemplar von 10,3 cm Länge eine Streckung von 2,3 cm. An *Callitriche* sind Untersuchungen von Frank[1]) gemacht worden, deren Ergebnis ich kurz angeben will, weil es von Interesse ist, sie mit dem von mir erwähnten Verhalten zu vergleichen. Frank brachte submers gehaltene und normal entwickelte Exemplare von *Callitriche* in dauernde Dunkelheit. Es zeigte sich, daß nach über einer Woche die Blätter keine andere Stellung einnahmen. Es wird nicht erwähnt, ob ein Zuwachs des Stengels eintrat. Durch die Dunkelheit wurde keine Änderung in der Lage der Blätter hervorgerufen, aber durch Trockenheit wurde eine solche bewirkt, und zwar in einer Weise, die äußerlich der bei *Ceratophyllum* durch Verdunklung hervorgerufenen ganz ähnlich zu sein scheint. Die Blätter schlugen sich infolge der Trockenheit nach unten um. Diese Erscheinung führte Frank auf den positiven Geotropismus zurück, und er schilderte sie folgendermaßen: „Wenn der Wasserspiegel so weit sinkt, daß die aufstrebenden Endstücke der Stengel von *Callitriche* frei in die Luft stehen, so bleiben die Blätter nicht in der bisherigen nahezu horizontalen Lage, sondern richten sich meist in sehr auffälliger Weise steil abwärts. Die Krümmung erfolgt vorwiegend an der Basis des Blattes, und zwar derart, daß die morphologische Oberseite konvex wird. Das Blatt legt sich also rückwärts dem Stengel an, wenn dieser ungefähr senkrecht steht.“ Frank's weitere Beobachtungen an schiefen oder horizontal wachsenden Stengeln von *Callitriche*, deren Blätter sich auch senkrecht zurückschlagen, sollen zeigen, daß es der positive Geotropismus ist, der diese Stellungsänderung der Blätter hervorruft. Daher hat diese Erscheinung nur eine äußere Ähnlichkeit mit der bei *Ceratophyllum*, aber eine wirkliche Übereinstimmung ist nicht vorhanden. Frank sah in dem Zurückschlagen der Blätter unter den angeführten Umständen ein Schutzmittel gegen das Austrocknen.

9) *Heteranthera zosterifolia.*

Vom 10. Dez. bis 4. Januar wurde ein Versuch mit dieser Pflanze angestellt. Es ergab sich, daß der Sproß im Hellen nur um 0,2 cm gewachsen war; er verlängerte sich nämlich von 8,7 auf 8,9 cm. Der Dunkelsproß dagegen hatte einen Zuwachs von 0,6 cm erfahren, denn er hatte am Schluß des Versuches eine Länge von 8,6 cm; seine Blätter hatten keinerlei Änderung in ihrer Stellung aufzuweisen.

10) *Hottonia palustris.*

Vom 22. Januar bis 8. Februar wurden 2 Sprosse beobachtet. Sowohl am Licht als auch in der Dunkelheit trat eine Verlängerung ein, die aber bei der Pflanze im Dunkeln größer war; so verlängerte sich z. B. ein Sproß am Licht von 8,8 auf 11,0

---

[1]) siehe S. 49, Anm. [2])

cm, im Dunkeln von 7,0 auf 12,0 cm, wobei keinerlei Blattbewegung stattfand.

11) *Ludwigia alternifolia.*

Zwei Sprosse, die zur selben Zeit wie *Hottonia* untersucht wurden, zeigten nur einen kleinen Unterschied in ihrem Verhalten. Während die 8,8 cm lange Pflanze am Fenster nur um 0,2 cm wuchs, erfuhr die im Dunkelschrank einen Zuwachs von 1,3 cm, denn sie hatte sich von 8,3 auf 9,6 cm verlängert, während die Blätter ihre Stellung nicht änderten.

Die nun folgenden Wasserpflanzen zeigen noch weitere Etiolementserscheinungen, denn, außerdem daß im Dunkeln ein stärkeres Wachstum auftritt, verlieren sie ihre grüne Farbe und werden gelblich bis weiß.

12) *Bacopa spec.*

Von *Bacopa*-Sprossen, die vom 15. Juni bis 1. Juli zum Versuche aufgestellt waren, war an dem Hellexemplar keinerlei Veränderung zu bemerken, während das Dunkelexemplar von 14,0 auf 14,3 cm wuchs und seine Blätter und der Stengel gelb gefärbt wurden. Eine Bewegung der Blätter war nicht zu beobachten.

13) *Isnardia palustris.*

Vom 12. Jan. bis 8. Februar wurden 2 Sprosse untersucht, ohne daß nach Ablauf dieser Zeit ein anderer Unterschied in dem Verhalten am Licht und im Dunkeln zu beobachten war, als daß der Dunkelsproß etwas stärker gewachsen und gelb war.

14) *Mentha aquatica.*

Dies ist eigentlich keine Wasserpflanze, aber sie kann unter Wasser sehr gut leben. Es wurde ein Versuch mit dieser Pflanze gleichzeitig mit *Isnardia* angestellt. Der Sproß im Hellen wuchs von 12,4 auf 13,8 cm, der im Dunkelschrank von 13,4 auf 28,6 cm. Das bedeutet einen Zuwachs von 15,2 cm, d. h. die Pflanze hat sich um mehr als ihre Länge vergrößert. Die jungen Blätter und der neu gebildete Stengel waren fast weiß, während die alten Blätter braun wurden. Die Stellung der Blätter blieb im Dunkeln unverändert.

15) *Ranunculus divaricatus.*

Am 15. Juni wurde mit 2 Sprossen von 12,0 cm Länge ein Versuch angestellt. An Licht wuchs der eine Sproß bis zum 1. Juli auf 13,0 cm, der andere im Dunkeln in derselben Zeit auf 14,0 cm. In der Dunkelheit wurden die Stengelglieder fast weiß; sie wurden wieder grün, nachdem die Pflanze einen Tag im Hellen gestanden hatte. Die Blätter stehen bei diesen Pflanzen an ihrem natürlichen Standort so, daß die Blattzipfel eine der Wasserfläche parallele Ebene bilden. Bei dem Sprossen im Glaszylinder war keine bestimmte Einstellung der Blätter festzustellen. Manche standen horizontal, andere waren etwas mehr nach oben oder unten geneigt. Aber von einer Blattbewegung war nichts zu bemerken.

16) *Utricularia vulgaris.*

Sprosse von dieser Pflanze zeigten von 19.—24. Juli im Hellen ein Wachstum von 10 auf 11,5 cm, im Dunkeln von 10

auf 13,6 cm. Das Dunkelexemplar verlor seine grüne Farbe, indem es gelblich-weiß wurde; eine Änderung in der Blattstellung trat nicht ein. Mit dem verhältnismäßig starken Wachstum am Licht ist positiver Heliotropismus auch verbunden, denn die Pflanze krümmte sich immer nach dem Fenster zu.

Eine der Versuchspflanzen reagierte überhaupt nicht auf die Dunkelheit, das war *Hydrilla verticillata.*

17) *Hydrilla verticillata.*

Vom 12. Januar bis 8. Februar wurden Versuche angestellt. Nach diesen 27 Tagen war aber keinerlei Änderung in ihrem Äußern eingetreten und bei keinem Sproß war ein Zuwachs zu beobachten,

Eine kurze Zusammenfassung der untersuchten Wasserpflanzen ergibt folgendes Resultat: Die verschiedenen *Myriophyllum*-Arten reagieren auf Dunkelheit gerade so wie *Ceratophyllum*, sie haben eine gut ausgebildete Gelenkzone und zeigen daher im Dunkeln dieselben Erscheinungen. An sie schließt sich *Hippuris vulgaris* an, das sich ähnlich wie *Ceratophyllum* verhält. Da es ein reduziertes Gelenk besitzt, schlägt es im Dunkeln seine Blätter etwas zurück, aber Blätter und Stengel werden etioliert. Eine deutliche Streckung der alten Internodien im Dunkeln zeigen die *Elodea*-Arten, doch tritt bei ihnen keine Blattbewegung ein, denn sie weisen keinerlei Gelenkzone auf. Die anderen verschiedenen Wasserpflanzen haben mit *Elodea* gemeinsam, daß sie kein Gelenk besitzen und dadurch ihre Blätter in der Dunkelheit nicht bewegen können, sie unterscheiden sich von den vorigen aber dadurch, daß keine Streckung der alten Internodien stattfindet. Bei den meisten tritt zwar im Dunkeln ein stärkeres Wachstum als am Licht ein, aber dies beruht auf einem Spitzenwachstum, das bei einigen Wasserpflanzen noch mit dem Etiolieren der Blätter und Stengel verbunden ist. Nur bei einer Versuchspflanze war keine Reaktion auf die Dunkelheit festzustellen.

Diese angeführten Wasserpflanzen können daher folgendermaßen gruppiert werden:

I. Wasserpflanzen mit Streckung und Umschlagen der Blätter im Dunkeln, mit Gelenken: *Ceratophyllum demersum, Myriophyllum spicatum* und *Myriophyllum proserpinacoides.*

II. Wasserpflanzen mit unvollkommenem Umschlagen der Blätter im Dunkeln, mit reduzierten Gelenken: *Hippuris vulgaris.*

III. Wasserpflanzen mit Streckung im Dunkeln, aber ohne Umschlagen der Blätter, ohne Gelenke: *Elodea*-Arten.

IV. Wasserpflanzen ohne Streckung und ohne Gelenke, also auch ohne Umschlagen der Blätter im Dunkeln zerfallen in:

a) Wasserpflanzen mit Spitzenwachstum: *Cabomba caroliniana, Callitriche verna, Heteranthera zosterifolia, Hottonia palustris* und *Ludwigia alternifolia;*

b) Wasserpflanzen mit Spitzenwachstum und Etiolement: *Bacopa spec.*, *Isnardia palustris*, *Mentha aquatica*, *Ranunculus divaricatus* und *Utricularia vulgaris*.

c) Wasserpflanzen ohne Dunkelreaktion: *Hydrilla verticillata*.

Aus diesen Beobachtungen folgt, daß die untersuchten Wasserpflanzen nur dann ihre Blätter im Dunkeln bewegen können, wenn sie eine Art Gelenk besitzen.

Keine andere der beobachteten Wasserpflanzen zeigt so ausgesprochene Dunkelerscheinungen wie *Ceratophyllum*, und darum hat es eine eingehende Untersuchung verdient.

Literatur.

Beyrer, H., Beobachtungen über das Etiolement der Wasserpflanzen. XIV. (Jahresber. d. k. k. Staatsoberrealgymnas. in Tetschen a. Elbe. 1913.)

Bunsen u. Roscoe, Photochemische Untersuchungen. (Poggendorfs Ann. d. Physik u. Chemie. Bd. 117.)

Darwin, Charles, The power of movement on plants. 1880. Übersetzt von Carus. Stuttgart 1899.

Dehérain, P. P., Sur la respiration des plantes aquatiques á l'obscurité. (Ann. des scienc. nat. Botanique. Sér. 5. T. IX. 1868.)

Figdor, W., Heliotropische Empfindlichkeit der Pflanzen. (Sitzungsber. d. kais. Akad. d. Wiss. Wien. Math.-Naturw. Klasse. Abt. I. 1893.)

Fischer, A., Über den Einfluß der Schwerkraft auf die Schlafbewegungen der Blätter. (Botan. Zeitung. 1890.)

Frank, A. B., Über die Lage und die Richtung schwimmender und submerser Pflanzenteile. (Beitr. z. Biologie d. Pflanzen. Herausg. von Cohn. Bd. I. 1875.)

Goebel, K., Pflanzenbiologische Schilderungen. Bd. II. Teil 2. Marburg 1893.

Goebel, K., Einleitung in die experimentelle Morphologie der Pflanzen. Leipzig 1908.

Glück, H., Biologische und morphologische Untersuchungen über Wasser- und Sumpfgewächse. Jena. Bd. I. 1905, Bd. II. 1906, Bd. III. 1911.

Haberlandt, G., Die Lichtsinnesorgane der Laubblätter. Leipzig 1905.

Hansgirg, A., Beiträge zur Kenntnis über die Verbreitung der Reizbewegungen und nyctinastischen Variationsbewegungen der Laubblätter. (Ber. d. deutsch. bot. Gesellsch. Bd. VIII. 1890.)

— Phytodynamische Untersuchungen 1896. (Siehe Sitzungsber. d. königl. böhm. Ges. d. Wiss. Math.-naturw. Klasse. Bd. I. 1889.)

— Zur Biologie der Laubblätter. (Ibid. 1900.)

— Phyllobiologie. Leipzig 1903.

Jost, L., Beiträge zur Kenntnis der nyctitropischen Bewegungen. (Jahrb. für wiss. Botan. 1898.)

Klerker, J., Untersuchungen über den anatomischen Bau und die Entwicklung von *Ceratophyllum*. (Botan. Centralbl. Bd. XXI.)

Ludwig, F., *Ceratophyllum demersum L.*, eine zweite *Elodea*. (Irmischia. Korrespondenzblatt. Bd. I. 1881.)

Mayr, F., Hydropoten an Wasser- und Sumpfpflanzen. (Beih. z. Bot. Centralbl. Abt. I. Bd. XXXII. 1915.)

Möbius, M., Über einige an Wasserpflanzen beobachtete Reizerscheinungen. (Biolog. Zentralbl. Bd. XV. 1895.)

Noll, F., Beitrag zur Kenntnis der physikalischen Vorgänge, welche den Reizkrümmungen zu Grunde liegen. (Arb. a. d. bot. Inst. Würzburg. Bd. III. 1888.)

Oltmanns, F., Über die photometrischen Bewegungen d. Pflanzen. (Flora. 1892.)

Pfeffer, W., Die periodischen Bewegungen der Blattorgane. Leipzig 1875.

— Die Reizbarkeit der Pflanzen. (Verh. d. Ges. deutsch. Naturforsch. u. Ärzte. 1893. Bd. I.)

— Untersuchungen über die Entstehung der Schlafbewegungen der Blattorgane. (Abhandl. d. königl. sächs. Ges. d. Wiss. Math.-naturw. Klasse. Bd. XXX. Leipzig 1907.)

— Die Entstehung der Schlafbewegungen bei Pflanzen. (Biolog. Zentralbl. Bd. XXVII. 1908.)

— Der Einfluß von mechanischer Hemmung und Belastung auf die Schlafbewegungen. (Abhandl. d. königl. sächs. Ges. d. Wiss. Bd. XXXII. 1911.)

Pringsheim, E., Die Reizbewegungen der Pflanzen. Berlin 1912.

Rodier, Sur les mouvements spontanés et reguliers d'une plante aquatique submergée, le *Ceratophyllum demersum*. (Compt. rend. de Paris. 1877.)

Schenck, H., Die Biologie der Wassergewächse. Bonn 1886.

— Vergleichende Anatomie der submersen Gewächse. (Bibliotheca botanica. Bd. I. Cassel 1886.)

Schleiden, M. I., Beiträge zur Kenntnis der Ceratophylleen. (Beitr. z. Botanik. 1844.) Leipzig 1888.

— Nachträge zur Kenntnis der Ceratophylleen. (Linnaea. Bd. XII. 1838.)

Snell, K., Untersuchungen über die Nahrungsaufnahme der Wasserpflanzen. (Flora. 1908.)

Stahl, E., Über den Pflanzenschlaf und verwandte Erscheinungen. (Botan. Zeitung. 1897.)

Strasburger, E., Ein Beitrag zur Kenntnis von *Ceratophyllum submersum* u. phylogenetische Erörterungen. (Jahrb. für wiss. Bot. 1902.)

Tiegheim, Ph. van, Note sur la respiration des plantes aquatiques. (Ann. d. scienc. nat. Botanique. Série 5. T. XI. 1868.)

Wächter, W., Beobachtungen über die Bewegungen der Blätter von *Myriophyllum proserpinacoïdes*. (Jahrb. f. wiss. Botanik. Bd. XLVI. 1909.)

Wiesner, J., Die heliotropischen Erscheinungen im Pflanzenreiche. (Denkschr. der kais. Akad. d. Wiss. Wien. Math.-naturw. Klasse. Bd. 39. 1879. u. Bd. 43. 1883.)

— Das Bewegungsvermögen der Pflanzen. Wien 1881.

— Untersuchungen über den Einfluß der Lage auf die Gestalt der Pflanzenorgane. (Sitzungsber. der kais. Akad. d. Wiss. Wien. Math.-naturw. Klasse. Bd. 101. 1892.)

— Photometrische Untersuchungen auf pflanzenphysiologischem Gebiete. (Ibid. Bd. 102. 1893. u. Bd. 104. 1895.)

Wolkoff, A. von, Einige Untersuchungen über die Wirkung des Lichtes von verschiedener Intensität auf die Ausscheidung der Gase durch Wasserpflanzen. (Jahrb. f. wiss. Botanik. Bd. V. 1866—67.)

Wortmann, J., Zur Kenntnis der Reizbewegungen. (Botan. Zeitung. 1887.)

Über die Entwicklung und Entwicklungsmechanik der Cruciferenblüte und ihre Funktion unter natürlichen und künstlichen Bedingungen.

Von

A. Günthart.

Mit 51 Abbildungen im Text.

Inhaltsverzeichnis.

A. Einleitung.

I. Erklärung der früher eingeführten morphologischen und entwicklungsgeschichtlichen Bezeichnungen.

Um einen knappen und exakten Ausdruck zu ermöglichen, werden in dieser Schrift die vom Verf. für die Morphologie der Cruciferenblüten früher [Prinz.[1]) und Arab.[2])] definierten Bezeichnungen verwendet. Sie seien zunächst, um die späteren Darstellungen selbständig lesbar zu machen, in sachlichem Zusammenhange, soweit möglich, kurz wiederholt; der Leser, dem die eine der beiden angegebenen Schriften bekannt ist, mag sich die Durchsicht dieses Abschnittes I ersparen. —

Die medianen, d. h. die vorderen und hinteren Sepala der Cruciferenblüte sind gehoben, d. h. auf dem kegelförmigen Blütenboden höher oben eingefügt, als ihrer Stellung als zweitem, innerem Sepalenkreis entspricht. Wenn diese Hebung stark ist, so werden



Abb. 1. Die Hebung der medianen Blütenteile.
a Kelchwurzel einer Cruciferenblüte ohne Medianhebung, *b* und *c* mit Medianhebung; in *b* echte, in *c* echte und unechte Kelchsäcke (schematisch).

auch die Wurzeln der übrigen medianen, d. h. in der Nähe der Medianachse entspringenden Blütenteile, der Petalen und der inneren Staubblätter, emporgehoben; wir sprechen einfach von Blüten mit geringer (Abb. 1 a) oder starker (1 b und c) Hebung der medianen Blütenteile. Ferner wirkt die Hebung der medianen Kelchblätter auch auf die benachbarten lateralen ein. Da jene nämlich die letzteren decken, so ziehen sie die Ränder derselben bei ihrer Hebung mit empor. Dadurch entstehen an der lateralen Stamina die bekannten Kelchsäcke.

Diese Kelchsäcke nannten wir echte (Abb. 1 b). Sie stehen in der angeführten Weise mit der Hebung der medianen Sepala in Korrelation. Sie sind innen am Grunde nie hohl, sondern durch die lateralen Staubblätter und Honigdrüsen ausgefüllt. Von ihnen lassen sich die unechten Säcke leicht unterscheiden. Dieselben

[1]) Prinzipien der physikalisch-kausalen Blütenbiologie. Jena 1910.
[2]) Beitrag zu einer blütenbiologischen Monographie der Gattung *Arabis*. (Biblioth. botan. H. 77. 1912.) Diese beiden Schriften werden auch weiterhin unter diesen Abkürzungen zitiert werden.

entstehen, indem sich die seitlichen Sepalen unmittelbar über ihrem Grunde noch stärker nach unten und außen vorwölben. Diese Säcke sind hohl. Daß sie durchaus nicht immer als Safthalter („Honigsäcke") funktionieren, sondern in sehr vielen Fällen ohne ökologischen Wert sind, hat Verf. früher [vgl. C. C. S.[1]) auf S. 37 und Prinz. etc. S. 144] nachgewiesen. Echte und unechte Säcke kommen am häufigsten zusammen vor (Abb. 1 c). Die Gesamt-Ausbuchtung des Kelchgrundes erreicht dann oft bedeutende Dimensionen. Es wurden hierfür die in Abb. 2 dargestellten Gradabstufungen eingeführt.

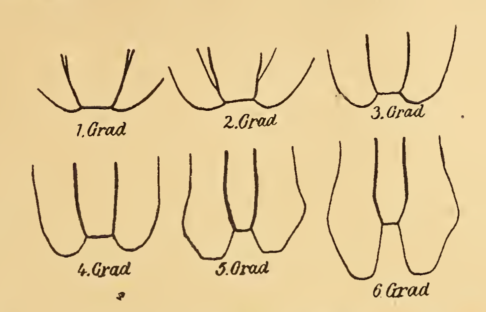


Abb. 2. Die Größe der Kelchsäcke (schematisch).

Die seitlichen Kelchblätter besitzen ziemlich breite, die Basis des Blütenbodens weit umfassende Wurzeln. Die medianen Sepala sind oft ebenfalls breit, oft aber auch nur mit kurzen Wurzeln eingefügt (Abb. 3). Im letzteren Falle sind die Wurzelflächen manchmal in der Mitte stärker gehoben als zu beiden Seiten, also nach innen gekrümmt, oft aber, namentlich wenn starke mediane Drüsen vorhanden sind, auch umgekehrt nach außen gekrümmt.

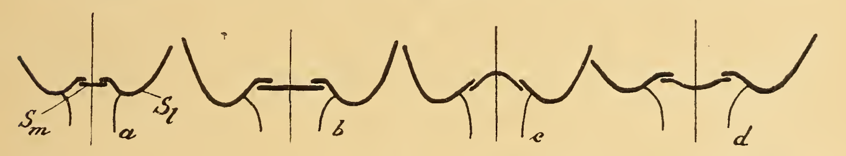


Abb. 3. Die Kelchwurzel der gehobenen Cruciferenblüte. Mediane Sepala *a* mit kurzen, *b* mit breiten, *c* mit breiten und nach innen (oben) gekrümmten, *d* mit breiten und nach außen gekrümmten Wurzeln (schematisch.)

Die 4 inneren, längeren Staubblätter liegen dem Fruchtknoten dicht an und bilden mit ihm zusammen eine, die ganze Blüte durchziehende Längsscheidwand, welche die Kronöffnung in 2 „Blüten-

[1]) Beiträge zur Blütenbiologie der Cruciferen, Crassulaceen und der Gattung *Saxifraga*. (Biblioth. botan. H. 58. 1902.) — Auch diese Schrift des Verf. wird im Nachfolgenden stets mit der oben verwendeten Abkürzung bezeichnet werden.

eingänge“ zerlegt (vgl. z.B. Abb. 29 e). Bei den meisten Blüten kann das Insekt nur an diesen beiden Stellen in die Blüte eindringen. Jeder dieser beiden Eingänge wird aber von den stäubenden Innenseiten je dreier Antheren flankiert. Die innern Staubblätter drehen sich nämlich in den meisten Blüten mehr oder weniger in dem aus Abb. 12 u. 29 ersichtlichen Sinne, d. h. gegen die benachbarten äußern hin. Diesen Merkmalen, die Verf. zuerst in C. C. S. beschrieben hat, kommt also unzweifelhaft ein ökologischer Wert zu,

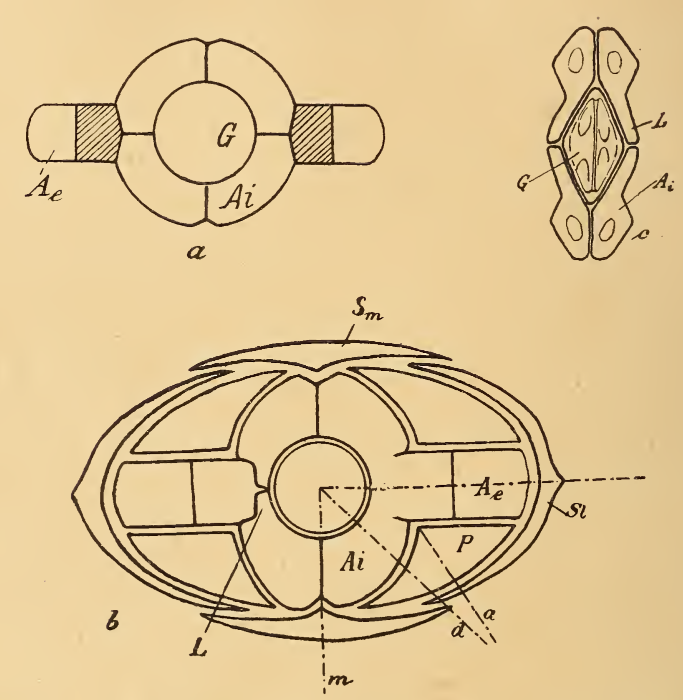


Abb. 4. Schematische Querschnitte durch den Blütengrund der Cruciferen. (Der Schnitt b ist etwas schief geführt, die linke Hälfte liegt etwas höher als die rechte.)
G Stempel, *Ai* innere, *Ae* äußere Staubblätter, *m* Medianachse, *t* Transversalachse der Blüte, *a* Achse der Kronblattwurzel *P*, *Sm* mediane, *Sl* laterale Sepula.

wenn auch die Größe desselben in den einzelnen Fällen stark wechselt.

Um die Entstehung dieser Blüteneingänge mechanisch zu begreifen, führen wir einen Schnitt quer durch die Fruchtknotenbasis (Abb. 4 a). Dieser trifft die seitlichen Stamina schon beträchtlich über ihren Wurzeln, da die letzteren weit außen (unten) liegen. Zwischen ihnen und dem Stempel befinden sich die seitlichen Gewebepartien des Blütenbodens, die in der Abbildung schraffiert sind. Wegen dieser stark nach den Seiten verschobenen Stellung der äußeren Staubblätter ist der gesamte Querschnitt

durch den Blütengrund nicht isometrisch, sondern transversal verbreitert. Die Abbildung 4a entspricht jedoch der Wirklichkeit noch nicht, weil bekanntlich [Wretschko (111)[1]) und Prinz. etc. S. 25, vgl. jedoch auch Klein (55)] die Wurzeln der inneren Staubblätter der Cruciferen nicht diagonal liegen, sondern vorne und hinten gegen die Medianachse der Blüte hin zusammengeschoben sind. Die folgende Abbildung 4b trägt dieser Tatsache Rechnung. Jene seitlichen Gewebepartien sind hier noch größer, weil die Wurzeln der inneren Stamina bei der Transversalachse nicht mehr zusammenstoßen (Abb. 4b rechts). Allerdings gilt dies nur für die unterste Region der Blüte: schon ganz wenig höher oben überwallen nämlich die inneren Staubblätter mit den Fortsätzen L ihrer Filamente die innersten, dem Stempel benachbarten Teile der seitlichen Gewebepartien (Abb. 5b links).

In den Diagonalen liegen nun die 4 Kronwurzeln. Aber sie füllen die Räume, die ihnen hier zur Verfügung zu stehen scheinen,

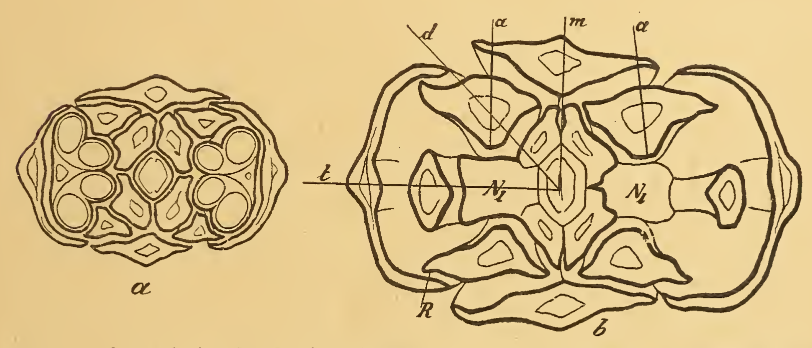


Abb. 5. Querschnitt durch eine Knospe (*a*) und eine Blüte *(b)* von *Raphanus sativus.* Blütenachsen und Achsen der Kronwurzeln sind wie in der vorigen Abbildung bezeichnet. Die seitlichen Gewebepartien des Blütengrundes sind hier durch große laterale Nektariendrüsen *(Ne)* ausgeführt.

nicht so, wie dies Abb. 4b darstellt, ganz aus, sondern sie sind sehr stark nach vorne und hinten verschoben, wie aus der, nach einem Mikrotomschnitt gezeichneten Abb. 5b zu entnehmen ist, so daß zu beiden Seiten der Blüte weite Höhlen offen bleiben. Diese Höhlen werden verständlich, sobald wir dieses Bild vergleichen mit einem durch eine Knospe geführten Querschnitt (Abb. 5a): Hier sehen wir diese Höhlen genau ausgefüllt von den beiden, schon sehr früh mächtig entwickelten, aber noch ganz filamentlosen Beuteln der seitlichen Staubblätter. Wenn sich die beiden Beutelhöhlen später durch Längenwachstum der Blütenteile, die ihre Umgrenzungen bilden, in die Länge strecken, so gehen aus ihnen die beiden bereits erwähnten, dem besuchenden Insekt als Zufahrten dienenden „Blüteneingänge“ hervor.

---

[1]) Die Zahl bezeichnet die Nummer des Literaturverzeichnisses.

Welche Wirkung die beiden seitlichen Beutel auf die Stellung der Kronblätter haben müssen, leuchtet ohne weiteres ein: Die Achse a der Petalenwurzel, die schon infolge der stark verbreiterten Gestalt des Blütengrundes aus der Richtung der Diagonalachse der Blüte d abgelenkt war (Abb. 4 b rechts unten), nähert sich, wie Abb. 5 b zeigt, noch mehr der Medianrichtung m. Die seitwärts gewendeten Ränder R der Petalen werden durch die beiden seitlichen Antheren oft etwas umgekrempelt, wie Abb. 5 b und die in Abb. 6 wiedergegebene Seitenansicht der Staubbeutelhöhle von *Raphanus sativus* zeigen.

Die überwallenden Fortsätze L der Wurzeln der inneren Staubblätter strecken sich später bei vielen Arten zu langen Fila-

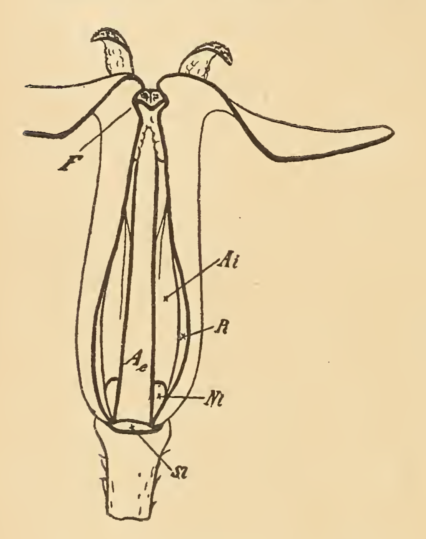


Abb. 6. Beutelhöhle von *Raphanus sativus* von der Seite gesehen. Der Kelch ist entfernt. Bezeichnungen wie in den vorigen Abbildungen. Die Abb. zeigt den eng zwischen die Petalenränder eingezwängten Beutel des seitlichen Staubblattes: es entstehen an dieser Stelle der Petala oft kleine Fältchen *F*.

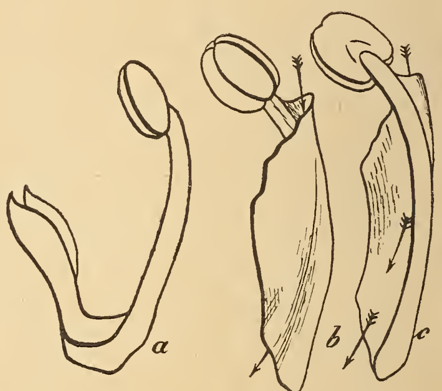


Abb. 7. Die Filamentleisten von *Alyssum montanum*. *a* äußeres (seitliches), *b* inneres Staubblatt, letzteres von innen und von außen gesehen. Die Pfeile bezeichnen den Weg des Saugrüssels des besuchenden Insektes.

mentleisten. Namentlich bei der breitwandigen *Siliculosae* entwickeln sich diese oft außerordentlich stark, denn hier werden die eigentlichen Filamentwurzeln, wegen der starken dorsoventralen Entwickelung des Stempelquerschnitts, sehr weit nach vorne und hinten verschoben, so daß für die Leisten viel Raum disponibel wird (Abb. 4 c). In der Abbildung 7 sind die Leisten von *Alyssum montanum* dargestellt. Die Außenseiten der Leisten der inneren Stamina zeigen hier leicht spiralig verlaufende Furchen, welche von den Insekten oft als Führungskanäle für ihren zum Nektar

vordringenden Saugrüssel benutzt werden. Die Entwicklungsgeschichte zeigt, daß alle diese, oft so komplizierten Formen durch mechanische Beeinflussung seitens der benachbarten Blütenteile entstanden sind.

Schon in C. C. S. hat Verf. (S. 33) darauf hingewiesen, daß der Kronteller der Kreuzblütler (Abb 8) nicht immer strahlig-kreuzförmig gebaut ist, (b), sondern daß bei sehr vielen Arten

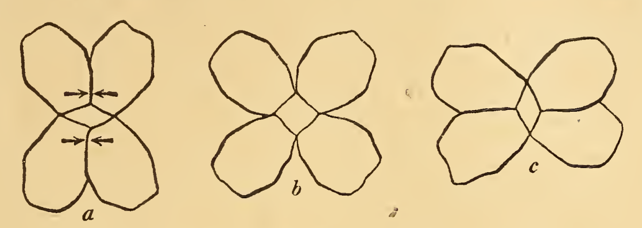


Abb. 8. Der Habitus des Kronteller s.

die Petalen zu beiden Seiten auseinanderweichen, so daß sie sich dort nicht mehr berühren. Früher nahm man an, dieser dorsoventral gestreckte Habitus (a) sei nachträglich entstanden, oder stelle wenigstens ein charakteristisches Merkmal einer hochentwickelten oder besonders zweckmäßig eingerichteton Cruciferenblüte dar. In Prinz. etc. wurde aber gezeigt, daß er im Gegen-

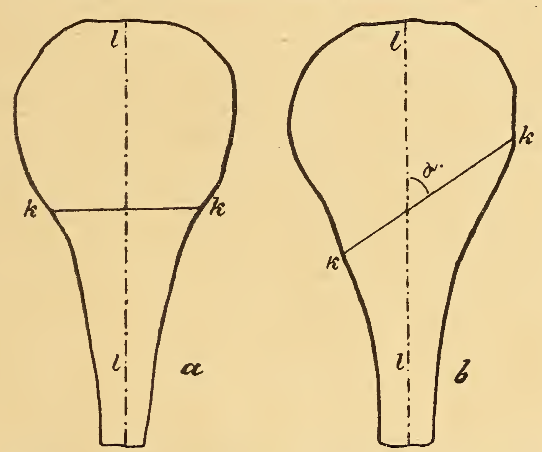


Abb. 9. Die Petalenfaltung der Cruciferen.

teil der Habitus der einfachern Blüten dieser Familie ist und daß aus ihm der transversal gestreckte (c), aber auch der strahlig-kreuzförmige, nur infolge weitergehender Veränderungen entstehen:

Der entscheidende Einfluß auf die Form des Krontellers geht schon vom Blütengrunde aus. Da nämlich, wie wir feststellten, die Achsen a der Petalenwurzeln nicht diagonal, sondern beinahe parallel der Medianachse verlaufen, so muß, wenn die Petala sich

beim Öffnen der Blüte normal, d. h. so falten, daß die Falte kk (Abb. 9) senkrecht zur Längsachse ll des Kronblattes steht, ein dorsoventral gestreckter Kronteller entstehen. Während der Umfaltung üben zwar die in der Medianachse aufeinander stoßenden Plattenränder seitwärts in der Richtung der in der Abb. 8a eingetragenen Pfeile wirkende Kräfte aufeinander aus, die, wenn sie nicht durch andere Kräfte gehemmt werden, eine Schiefseitwärtsfaltung der Petalen zur Folge haben. Diese Art der Faltung ist in Abb. 9b dargestellt. Der spitze Winkel α ist

Habitus des Krontellers	Querschnittsform des Nagels		
	gerade	nach außen gekrümmt	nach innen gekrümmt
dorsoventral gestreckt	rhombisch (häufig)	oval (häufig)	geschweift (häufig)
strahlig-kreuzförmig	quadratisch	rund	quadratisch-geschweift (selten)
transversal gestreckt	verkehrt-rhombisch	verkehrt-oval selten	verkehrt geschweift selten

Abb. 10. Die Kronöffnung der Cruciferen.

dem benachbarten seitlichen Staubblatte zugewendet, so daß also Verschiebung der Platte nach der Seite der Blüte hin erfolgt, — man veranschauliche sich den Vorgang durch ein einfaches Papiermodell! — und somit ein strahlig-kreuzförmiger, bei stärkerer Schiefseitwärtsfaltung sogar ein transversal gestreckter Kronteller entsteht. In der Regel werden jene seitwärts gerichteten Schubkräfte aber gehemmt und dadurch der ganze Vorgang der Schiefseitwärtsfaltung unmöglich gemacht, und zwar durch die seitlichen Stamina, die mit ihren Beuteln zur Zeit des Öffnens meistens ge-

rade in der Kronöffnung stecken (Abb. 6) und sehr oft federnd nach außen drücken (vgl. unten S. 86, 89 u. 133). Diese schieben während des Öffnens der Blüte die Platten wieder von sich weg und zwingen sie so, bei der normalen Faltung zu bleiben. Sitzen jedoch diese Beutel zur Öffnungszeit noch unter der Kronöffnung, so erfolgt die Faltung normal, in einzelnen Fällen sogar schief-einwärts, so daß ein weniger oder mehr dorsoventral gestreckter Kronteller entsteht.

Durch die Schiefseitwärtsfaltung wird also der Einfluß der Medianstellung der Achsen a der Petalenwurzeln aufgehoben. Diese Kompensation erfolgt in einzelnen Fällen auch noch auf andere Weise (vgl. Prinz. etc., S. 146), insbesondere durch Verlagerung des Nagels, d. h. dadurch, daß die Nagelquerschnitte in höheren Regionen der Blüte sich mehr und mehr drehen, bis die Achse a schließlich diagonal steht, so daß dann schon bei Normalfaltung ein strahlig-kreuzförmiger Kronteller resultiert. Namentlich bei



Abb. 11. Stempel und Staubblätter einer Cruciferenknospe von vorn gesehen, schematisch. Die relative Bewegung der Beutel der inneren Staubblätter gegen den Stempel ist durch Pfeile angedeutet.

schlanknageligen Formen, wie *Matthiola* und *Aubrietia*, kommt diese Erscheinung vor.

Die Form der Kronöffnung, die übrigens nur bei scharfer Umfaltung der Petala deutlich erkennbar ist, hängt nicht von der schiefen oder normalen Faltung, sondern von der Stellung der Petalenwurzeln im Blütengrunde und der Querschnittsform des obersten Teils des Nagels ab. Die verschiedenen möglichen Formen der Kronöffnung sind in der Abb. 10 zusammen gestellt.

Einige Zeit vor dem Öffnen werden die Beutel der längeren, inneren Staubblätter infolge der Streckung der Filamente rasch gehoben und gegen das noch geschlossene Gewölbe der Blütenhülle gepreßt und dadurch vorübergeneigt und seitwärts gedreht, so daß ihre oberen Teile in die über den Beuteln der seitlichen, kürzeren Staubblätter befindlichen freien Räume zu liegen kommen. Wir nennen die vor dem Öffnen der Krone stattfindende Streckung

primäre Filamentstreckung, die um diese Zeit erfolgende Drehung der inneren Staubblätter primäre Staubblattdrehung. Das Drehmoment entsteht namentlich dadurch, daß der Stempel um diese Zeit langsamer gehoben wird als die 4 Beutel der inneren Stamina: seine relative Bewegung in Bezug auf diese Beutel ist daher eine abwärtsgerichtete (vgl. Abb. 11), und da er nun den Beuteln reibend angepreßt ist, so übt er auf die inneren, nach

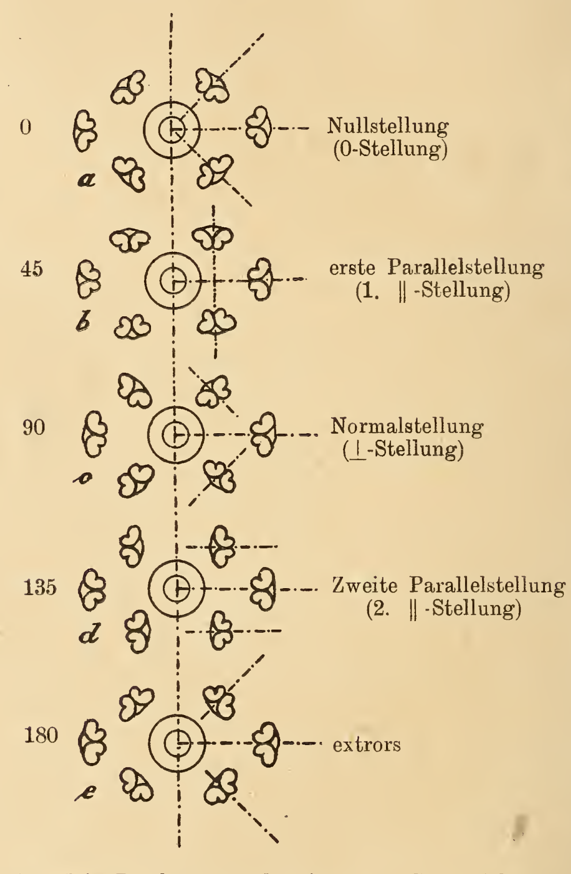


Abb. 12. Die Drehungen der inneren Staubblätter der Cruciferen.

der Medianachse gewendeten Ränder derselben eine abwärts gerichtete Kraft aus, welche die beschriebene Drehung bewirkt. Nach dem Entfalten werden Streckung und Drehung in sehr vielen Blüten weitergeführt; wir nennen die erst während des Blühens erfolgenden Bewegungen sekundäre Filamentstreckung resp. sekundäre Staubblattdrehung. In Prinz. etc. wurde gezeigt, daß sekundäre Drehungen nur dann vorkommen, wenn primäre vorangingen: die sekundäre Drehung hat ihre Ursache offenbar in

den durch die primäre entstandenen spiraligen Deformationen des obersten Teils der Filamente. — Um uns über die verschiedenen, durch diese beiden Arten der Drehung herbeigeführten Endstellungen der Beutel rasch verständigen zu können, führten wir die in Abb. 12 wiedergegebenen Bezeichnungen ein. — Wenn die Staubblätter zu verwelken beginnen, kommen hin und wieder Rückdrehungen vor (vgl. unten S. 127).

Der Bau des Nektariums der Cruciferen ist starkem Wechsel unterworfen. Es kommen laterale Drüsen vor, die entweder innerhalb (endandrische Lateraldrüsen, Abb. 13a) oder außerhalb (exandrische Lateraldrüsen, b) der Wurzeln der

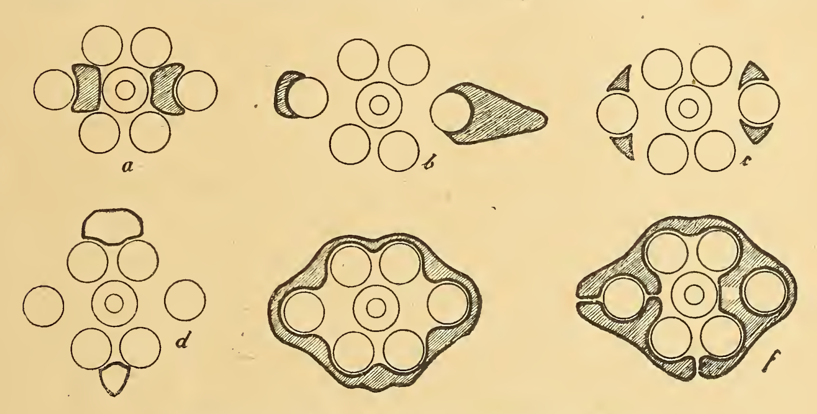


Abb. 13. Das Nektarium der Cruciferen.
(In *d* ist die Schraffierung versehentlich ganz, in *f* teilweise unterblieben.)

äußeren Staubblätter oder zwischen ihnen und den benachbarten inneren (amphiandrische Lateraldrüsen, c) liegen, außerdem Mediandrüsen (d). Häufig verschmelzen die Drüsen zu einem ringförmigen (e) oder vollkommenen (f) Nektarium. Unsere Abbildung zeigt einige häufige Formen dieser Drüsen, jedoch bei Weitem nicht alle, die vorkommen. Hierüber, sowie namentlich über die charakteristischen, in der Median- und der Transversalachse der Blüte verlaufenden Trennungsfurchen vgl. Arab. S. 6 und 7.

II. Zur Entwicklung der Blüte.

1. Wachstumsgeschwindigkeit der Blütenteile.

Angaben über die Entwickelungsgeschichte der Cruciferenblüte enthält außer den Arbeiten von I. Klein (55) und Wretschko (111) namentlich das Tafelwerk von Payer (71). In diesem sind (Taf. 44) Anlage und früheste Entwickelung der Blütenteile von *Cochlearia officinalis* L. und *Cheiranthus cheiri* L. wiedergegeben. Einige Bilder Payer's sind in unserer Abb. 14 wiederholt. In den Monaten April und Mai 1915 und im März und zu Anfang April 1916 untersuchte ich nun die Blütenentwicklung von *Arabis*

albida Stev. Ich erhielt ähnliche Bilder wie Payer: Auch hier eine zentripetal fortschreitende Anlage, d. h. Abschnürung der Teile vom Sproßscheitel.

Die bei *Cheiranthus* sehr bedeutende Verzögerung des hinteren Sepalums ist bei *Arabis* nur eben noch angedeutet, bei *Cochlearia* gar nicht mehr wahrnehmbar.

Ich verfolgte nun auch die spätere Entwickelung von *Arabis albida,* um den Anschluß an die in meinen früheren Arbeiten (Prinz. etc. und Arab.) dargestellten Entwicklungsvorgänge zu gewinnen. Da sich die Blüten auch während der Zeit ihrer Funktion, der sog. Anthese, und bis zum Verwelken der Blütenteile immer noch verändern, so muß die entwicklungsgeschichtliche Betrachtung ihre ganze Lebenszeit umfassen. Diese läßt sich in 7 Epochen gliedern, die allerdings, da in der Entwicklung eigentliche Sprünge nicht vorkommen, ineinander übergreifen. Die Zuwachsgeschwindigkeiten der verschiedenen Blütenteile sind nämlich, wie schon

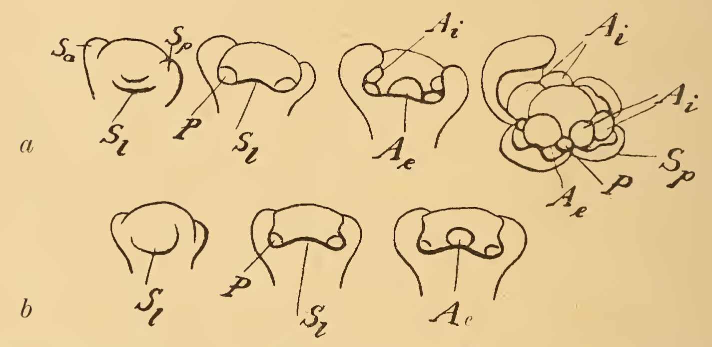


Abb. 14. Die Anlage und erste Entwicklung der Blüte von *Cheiranthus cheiri* (*a*), *Cochlearia officinalis* (*b*) nach Payer.
Sa vorderes, *Sp* hinteres Kelchblatt, *P* Kronblätter, *Ae* äußere, *Ai* innere Staubblätter, in der Mitte die Anlage des Stempels.

Payer erkannte, nicht gleichmäßig, sondern einzelne Blütenkreise eilen voraus und andere bleiben zurück, und dieses Vorauseilen und Zurückbleiben ist zu verschiedenen Zeiten ein ungleiches, indem Blütenteile, die lange zurückblieben, von einem bestimmten Zeitpunkt ab die benachbarten überflügeln. Diese wechselnden Zuwachsgeschwindigkeiten sind es, die jene Entwickelungsepochen kennzeichnen, und, da die Beschleunigungen und Verzögerungen doch meist ziemlich plötzlich eintreten, immerhin genügend scharf von einander trennen.

Epoche I umfaßt die Zeit der Abschnürung der Teile vom Sproßscheitel, also die in den ersten drei Figuren unserer Abbildung 14a und in 14b dargestellten Entwickelungsstadien.

Epoche II ist durch starkes Vorauseilen des Kelches charakterisiert. Dasselbe setzt bei unserer Beobachtungspflanze, *Arabis albida,* und offenbar auch bei *Cheiranthus cheiri* (Abb. 14a, letzte Figur) schon vor der deutlichen, äußeren Differenzierung des Gynäceums ein. Am

Ende dieser Epoche schließen die Kelchblätter über den Anlagen der inneren Teile zusammen. Weil dieser Zusammenschluß so frühzeitig erfolgt, haften die Kelchränder später auch so fest zusammen: Mittels dünnhältiger, sich überdeckender Ränder und kapuzenförmiger Spitzen, wie sie Verf. früher wiederholt (Prinz. etc. S. 38, 40, 100, 127, 156, 166) beschrieben, bei anderen Familien wohl auch mittels Papillen und Zähnen, wie sie Raciborski (75) an verschiedenen Phanerogamenblüten beobachtete, greifen sie über- und ineinander.

Epoche III: Der Stempel, obwohl zuletzt angelegt, wächst nun so rasch, daß er die inneren Blüterteile bald überholt. Ihm folgen, etwas langsamer, die Staubblätter, während die Anlagen der Petala in dieser Zeit noch sehr zurückbleiben. Sobald die Stamina die Kronanlagen überholt haben, schwellen sie auch in der Breite, d. h. in tangentaler und radialer Richtung der Blüte mächtig an und zeigen nach einiger Zeit die den Pollensäcken entsprechenden Längsfurchen. So erreichen die Antheren relativ mächtige Größe und ihre endgültige Gestalt, während die Filamente unter ihnen noch nicht angedeutet sind (Abb. 15a und b).

Epoche IV. Diese dauert bis zum Aufbrechen des Kelches.

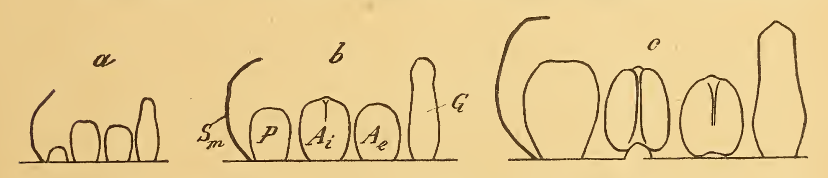


Abb. 15. Die Blütenteile von *Arabis albida*, *a* aus einer Knospe von 1 mm, *b* aus einer Knospe von 1½ mm Länge (Epoche III), *c* aus einer Knospe von 2 mm Länge (Mitte der Epoche IV). Halbschematisch, die Kelchblätter im Längsschnitt dargestellt, Bezeichnungen wie bei früheren Figuren.

Sie ist charakterisiert durch ein ziemlich unvermittelt einsetzendes, intensives Wachstum der Petala, die schließlich die Staubblätter und sogar das Gynäceum erreichen und überholen. Dieser Zuwachs der Petala ist also im Wesentlichen ein Längenzuwachs, und zwar hat derselbe seinen Sitz an der Basis des Kronblattes. Die älteren, oberen Teile werden dadurch allmählich gehoben. Die letzteren wachsen aber unterdessen doch auch etwas, und zwar in der Richtung ihrer Fläche, d. h. in tangentaler Richtung der Blüte, so daß in dieser Zeit der gesamte obere Teil des Kronblattes, die spätere „Platte", zwar noch bei Weitem nicht in ihrer entgültigen Größe, aber doch in einer der definitiven geometrisch ähnlichen Form, mit der gesamten charakteristischen Aderzeichnung, angelegt wird. Abbildung 16 zeigt das Kronblatt am Schluß dieser Epoche (a) und, zum Vergleiche, auch am Ende der Anthese (b). Wenn die Petala schließlich oben zusammenstoßen oder etwas übereinandergreifen, so hat ihr Wachstum bereits stark nachgelassen. Die Fältelungen, die ihre oberen Ränder beim Aufeinandertreffen erhalten (Abb. 16a), werden darum nicht durch

Wachstum fixiert (vgl. unten S. 134), sondern verstreichen später, nach dem Öffnen der Blüte, sehr bald wieder. — Am Ende dieser Epoche sind die noch fast filamentlosen Stamina meist etwas kürzer als der Stempel, der sich inzwischen langsamer als früher, aber in gleichmäßigem Tempo, verlängert hat. Längsschnitte durch die Knospe zeigen um diese Zeit über den mächtigen Antheren ganz kleine, feine Räume. Im Übrigen aber füllen jetzt die Teile den durch das geschlossene Kelchgewölbe bestimmten Raum lückenlos aus. — Die Sepala verlängern sich während dieser Epoche nur noch wenig, später gar nicht mehr.

Epoche V: Nun reißt der Kelch oben auf und die Kronspitze tritt, zunächst noch fest geschlossen, immer weiter heraus. Die Petalen strecken sich während dieser Epoche mit fast unverminderter Geschwindigkeit. Diese Streckung ist jetzt in noch höherem Maße auf die basalen Teile des Kronblattes lokalisiert. Die basalen Teile verbreitern sich dabei nicht mehr wesentlich, sondern bleiben schmal und bilden so die späteren „Nägel“ der

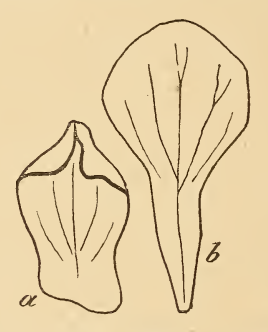


Abb. 16. Kronblatt von *Arabis albida*, *a* am Schluß der Epoche IV oder Anfang der Epoche V, *b* am Schluß der Anthese (Epoche VI), letztere Figur verhältnismäßig etwas kleiner gezeichnet.

Petala. Charakteristische Neuerscheinungen dieser Epoche sind ein neuerdings verstärktes Wachstum des Stempels und die ziemlich scharf einsetzende Streckung der bisher noch sehr kurzen Filamente. Die Antheren wachsen nur noch ganz wenig. Die Filamentstreckung setzt zwar später ein, ist dann aber intensiver als die des Stempels, so daß letzterer am Ende der Epoche die 4 inneren Staubblätter nur noch um eine halbe Antherenlänge, oft auch gar nicht mehr, überragt. Der Stempelzuwachs verlangsamt sich auch gegen Ende der Epoche mehr und mehr, während die Filamentstreckung andauert.

Epoche VI wird durch das Entfalten der Kronblätter, das eigentliche „Öffnen“ der Blüte, eingeleitet und umfaßt die Zeit der Funktion der Blüte, die „Anthese“. Die Filamentstreckung dauert in wenig verminderter Stärke an, um erst gegen Ende der Epoche allmählich stille zu stehen. Auch der Petalenzuwachs ist anfangs nur wenig vermindert, erstreckt sich aber jetzt wieder größtenteils auf die Platten, die sich, je nach den äußeren Be-

dingungen (vgl. unten S. 148 u. 162), mehr oder weniger in die Länge und in die Breite ausdehnen — und hört ebenfalls erst am Schluß der Epoche ganz auf. (Daß die Kronblätter und ebenso die inneren Blütenorgane auch während der Anthese noch wachsen, scheint, entgegen der Angabe Velenovsky's (108, S. 1035), bei Phanerogamenblüten eine ganz allgemeine Erscheinung zu sein.) Der Stempel streckt sich in dieser Zeit nur noch wenig, so daß schon bei Beginn des Öffnens die 4 inneren Staubblätter die Länge des Griffels erreicht haben und sie nachher sehr bald um eine halbe Antherenlänge überholen. Gegen Ende der Epoche überragen sie den Stempel sogar um eine ganze Antherenlänge oder noch mehr. — Bei anderen Cruciferen weichen, wie wir später sehen werden, die Längenverhältnisse von Stempeln und Staubblättern um diese Zeit von den hier gegebenen Angaben etwas ab.

Epoche VII, eine Art Postanthese, kommt dadurch zustande, daß, nachdem der Staub entleert und die Petala verwelkt, oft sogar schon abgefallen sind, die Narbenpapillen noch längere Zeit frisch bleiben. Diese Erscheinung des „Überlebens“ der Narbe kommt zwar nicht in allen Blüten vor. Dasselbe gilt von einem zweiten Vorgang dieser Postanthese, der jedoch schon im Verlauf der Anthese (Epoche VI) einsetzt und während der Epoche VII weitergeführt wird, nämlich einem neuerdings kräftig verstärkten Wachstum des Stempels. Auf diese Erscheinungen und ihre Ursachen werden wir später (S. 142) zurückkommen. Die entgültige Länge, die der Stempel durch die beschriebene „Nachstreckung“ schließlich erreicht, ist in unserer Abb. 35e, S. 106, wiedergegeben. Über Beginn und Ende der Funktion der Stamina und des Gynäceums von *Arabis albida* vgl. im Übrigen die später (S. 106 u. 143) folgenden Angaben.

Die absolute Zeitdauer wurde bei *Arabis albida* nur für die Epochen V bis VII bestimmt. Sie beträgt für Epoche V, nach einem Durchschnitt aus 17 Beobachtungen, 5 Tage, für Epoche VI (8 Beobachtungen) 2—3 Tage. Diese Zeitbeobachtungen wurden bei sonnigem und mehr oder weniger bewölktem Himmel ausgeführt (vgl. S. 148). Auf die Dauer der Epoche VII kommen wir unten (S. 142) zurück.

Die absolute Länge der Blütenteile wurde bei *Arabis albida* nicht bestimmt. Dagegen hatte ich schon im Mai 1911 an *Sinapis arvensis* L. (am Zürichseeufer bei Herrliberg) einige Längenmessungen ausgeführt, die hier wiedergegeben seien:

Bei einer Länge des Kelches von	betrug die Länge der übrigen Blütenteile		
	der Kronblätter	der äußeren Staubblätter	der inneren Staubblätter
1) $1\frac{1}{3}$ mm	$\frac{1}{2}$ mm	$\frac{2}{3}$ mm	$\frac{2}{3}$ mm
2) $2\frac{1}{2}$ „	$1\frac{1}{2}$ „	1 „	$1\frac{1}{2}$ „
3) 4 „ (Ende Ep. IV)	4 „		$2\frac{1}{3}$ „
4) $5\frac{1}{3}$ „ (Mitte Ep. V)	$8\frac{1}{3}$ „		$4\frac{1}{2}$ „
5) $5\frac{2}{3}$ „ (Ende Ep. V)	10 „		$6\frac{1}{3}$ „
6) 6 „ (Anf. Ep. VI)	$11\frac{1}{2}$ „	$4\frac{1}{2}$ „	$7\frac{2}{3}$ „
7) 6 „ (Mitte Ep. VI)	13 „		$8\frac{2}{3}$ „
8) 6 „ (Ende Ep. VI)	13 „	$6\frac{1}{2}$ „	$9\frac{1}{3}$ „

Jede dieser Zahlen ist ein Mittelwert aus 5 bis 14, an verschiedenen Stöcken vorgenommenen Messungen. — Die jüngeren Entwickelungsstadien wurden unter dem Mikroskop bei 13- bis 40facher Vergrößerung mit Hilfe des Okularmikrometers, die späteren durch Auflegen auf Koordinatenpapier am Präpariermikroskop mit 4fach vergrößernder, achromatischer Zeißlupe beobachtet und gemessen. Als Objekttisch wurde beim Präpariermikroskop ein Stück weicher Pappe verwendet, auf dem die Objekte nicht rutschten und gelegentlich auch festgesteckt werden konnten.

Die Zuwachsverhältnisse von *Sinapis arvensis* stimmen also im Wesentlichen mit denen von *Arabis albida*, im Längenverhältnis der Teile am Ende der Epoche V noch mehr mit der im Folgenden genauer beschriebenen *Cardamine pratensis* überein. Nachstreckung des Stempels (vgl. S. 91) kam nicht in allen Blüten vor und wurde bei der Zusammenstellung der obigen Zahlentabelle nicht berücksichtigt.

Umfassende Wachstumsbeobachtungen wurden an *Cardamine pratensis* L. gemacht und zwar Ende April 1912 am „Pfannenstiel" am Zürichsee und Ende April 1916 in Gundorf bei Leipzig, sowie an Gartenexemplaren, die von der letzteren Lokalität stammten. Dabei wurden Zeitmessungen mit Längenmessungen kombiniert, so daß es möglich wurde, die Beobachtungen, wenigstens von den Epochen IV bis VII, zu einem Wachstumsdiagramm (Abb. 17) zu vereinigen. Dieses Diagramm entspricht, von kleineren Abweichungen (Antherenkurve auf der Filamentkurve aufgebaut, ebenso die Kurve der Platten auf die der Nägel), den Diagrammen, die Schüepp (81), freilich nur auf Grund von Schätzungen, für verschiedene Papilionaceenblüten konstruiert hat. Es wurde zunächst eine größere Zahl junger, möglichst gleichalteriger, also an gleicher Stelle in gleich weit entwickelten Infloreszenzen stehenden Knospen bezeichnet (mit schwarzem Lack), so daß dann täglich, für die späteren Stadien 2 Mal pro Tag, verschiedene Blüten gleichen Alters gemessen werden konnten und, trotzdem jede Blüte bei der Messung natürlich zerstört werden mußte, immer noch genügend Material für die folgenden Messungen übrig blieb. Die sämtlichen Messungen wurden bei sonnigem oder nur leicht bewölktem Himmel ausgeführt. Das Diagramm wurde nach den Mittelwerten entworfen, die Zahl der jeweils ausgeführten Messungen betrug 6—15. Die Abweichungen von den Mittelwerten waren bei den jüngeren Stadien sehr gering und betrugen, von den Erscheinungen der Epoche VII abgesehen, in den älteren Knospen und Blüten höchstens 10 Prozent. — Zum genaueren Verständnis des Diagramms sei noch bemerkt, daß das Sinken der Kron- und Staubblattkurven am Schlusse auf der durch das Verwelken und das Umrollen der Antheren erfolgenden Verkürzung beruht. Im Übrigen wurden, ebenso wie bei *Sinapis arvensis,* alle Blütenteile in gestrecktem Zustande gemessen; darum überragt schon kurz vor Beginn der Epoche V die Kurve der Kronblätter diejenige des Kelches, trotzdem die Krone um diese Zeit noch nicht aus dem

Kelch herausguckt: die Petala sind oben zusammengeneigt und ihre Spitzen sogar etwas übereinandergelegt. Die Zuwachsverhältnisse sind also dieselben wie bei *Arabis albida,* nur setzt die Filamentstreckung in Epoche V noch stärker ein, so daß bei Beginn des Entfaltens der Krone die inneren Staubblätter den Stempel schon

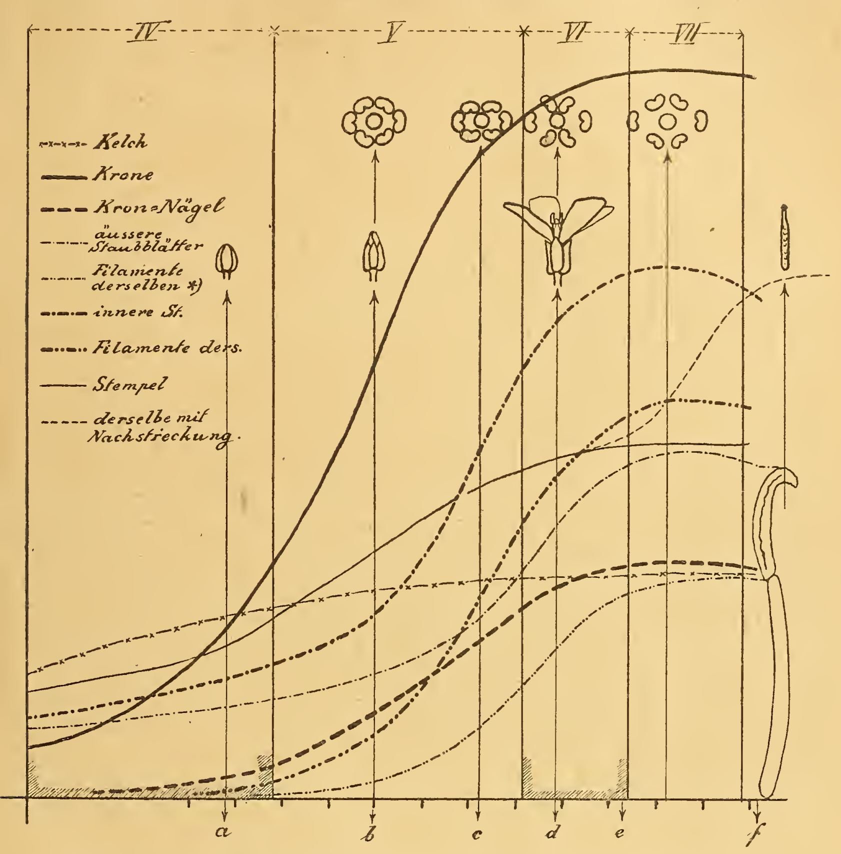


Abb. 17. Wachstumsdiagramm von *Cardamine pratensis.*
Die Abszisseneinheit bedeutet je 24 Stunden; die Trennungsstriche liegen ungefähr bei Mittags 12 Uhr. Wo die Kurven rechts aufhören, fallen die betr. Organe ab. Der gestrichelte Teil der Stempelkurve hat nur für diejenigen Blüten Gültigkeit, in denen eine Nachstreckung des Stempels vorkommt; er führt später zur Fruchtbildung weiter.
In den mit *a b* ... bezeichneten Zeiten ist oben der Habitus der Blüte sowie die Stellung der Staubblätter eingetragen. Die Narbenreife tritt im Zeitpunkt *b*, das gänzliche Absterben der Narbe (falls diese nicht überlebt) am Ende des zweiten Tages der Ep. VI ein, die inneren Staubblätter beginnen unmittelbar nach dem Öffnen, die äußeren ganz wenig später zu stäuben; Verwelken der Antheren am Ende der Ep. VI.

um eine halbe Antherenlänge überholt haben. Auch hier zeigt ein Teil der Blüten (vgl. unten S. 99) jene eigenartige Postanthese

(Epoche VII), doch ist die Nachstreckung des Stempels hier schwächer, so daß der Stempel dieser Blüten zuletzt die inneren Staubblätter nicht oder nur ganz wenig überragt (vgl. Abb. 31f. auf S. 99). —

Das Zuwachsdiagramm von *Cardamine pratensis* scheint bis einschließlich Epoche IV für alle Cruciferen zuzutreffen, Abnormitäten, wie sie bei Erstlingsblüten und infolge Ernährungs- und Witterungseinflüssen (S. 145 u. f.) vorkommen, natürlich ausgenommen. Während der Epoche V kommen dann, wie wir schon aus dem Vergleich der 3 bisher beobachteten Arten ersahen, Unterschiede vor; wir werden auf solche bei der Beschreibung der betreffenden Fälle im speziellen Teil dieser Schrift zurückkommen Etwas größer sind dann die Zuwachsdifferenzen während der Anthese; mit diesen werden wir uns in dem zusammenfassenden Rückblick S. 126 u. f. zu beschäftigen haben.

Zu Vergleichen mit anderen Familien fehlt vorderhand das nötige Material: Die Abweichungen von der typischen, aufsteigenden Anlage der Blütenkreise und verschiedene Unterschiede im rela-

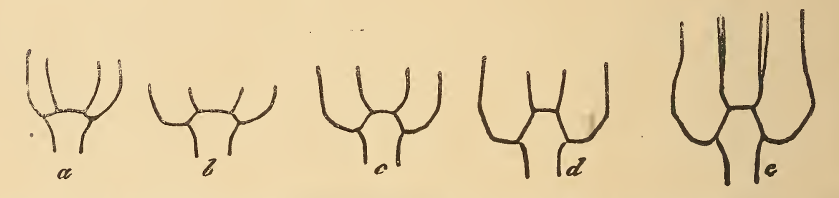


Abb. 18. Die Entwicklung der Kelchsäule bei *Cheiranthus maritimus* (zur Darstellung der späten Anlage und anfangs langsamen Entwicklung der Säcke). Die Abbildungen *a*—*d* beziehen sich auf 2 (Epoche III), resp. $2^1/_2$ (Anfang Ep. IV), 4 (Ende IV) und $6^1/_2$ (Anf. V) mm Länge, Abb. *e* auf eine soeben geöffnete Blüte.

tiven Längenzuwachs in den ersten Epochen könnten zwar auf Grund der Bilder Payer's festgestellt werden. Aber eine Fortsetzung dieser vergleichenden Betrachtung bis in die späteren Epochen, in denen die Einzelheiten der Blütenplastik, die gerade für die Bestäubung von besonderer Bedeutung sind, fixiert werden, wäre nicht möglich. Ein genauer Vergleich mit Schüepp's Papilionaceenkurven ist nicht durchführbar, da dort keine Zeiten angegeben sind. Immerhin kann festgestellt werden, daß dort die Filamentstreckung schon früher einsetzt und die Verlängerung des Stempels und der Nägel intensiver ist, als bei den Cruciferen und bis gegen das Ende der Anthese andauert. —

Wir haben uns eingehend mit den Wachstumsverhältnissen beschäftigt, weil sie von ausschlaggebender Bedeutung für die Gestaltung der Blütenplastik sind. „Bedeutende Verschiedenheiten im fertigen Zustande können zustande kommen durch verhältnismäßig geringfügige Verschiedenheiten in der Wachstumsverteilung." Mit diesen Worten spricht Goebel in seiner „Organographie" (23, S. 729) einen für die Blütenent-

wicklung äußerst wichtigen Grundsatz aus, den er schon früher (21) am Beispiel einiger Grasblüten entwickelt hatte und den bereits Sachs (78) für die Entwickelung der Laubblätter aufgestellt hatte. Sehr nachdrücklich weist neuerdings Schüepp (S. 8) auf diesen Grundsatz hin und erläutert seine Wirkung am Beispiel der Papilionaceenblüte im Einzelnen. Wir werden darum in unserem entwickelungsmechanischen Kapitel (S. 131 u. f.) wiederholt auf die Ergebnisse der vorstehenden Mitteilungen über die Wachstumsverhältnisse der Blütenteile zurückkommen.

2. Die spätere Entwickelung des Kelches und die Entstehung der Kelchsäcke.

Es folgen nun einige Angaben zur späteren Entwickelungsgeschichte der Cruciferenblüte, die geeignet sind, den vorigen Abschnitt und die Mitteilungen in Prinz. etc. und Arab. in einem wesentlichen Punkte zu ergänzen. Sie betreffen die entgültige Gestaltung des Kelches und die Ausgestaltung der Kelchsäcke.

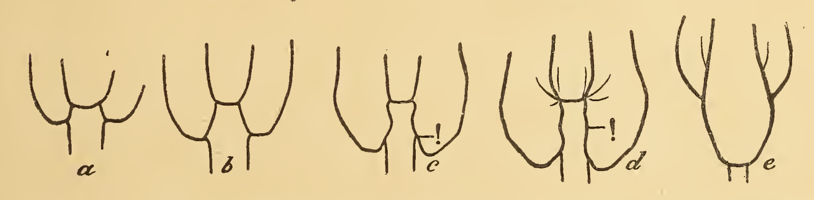


Abb. 19. Kelchentwicklung von *Lunaria annua* (namentlich zur Darstellung der sehr späten Anlage der unechten Teile der Säcke).
a Knospe von $3^1/_3$, *b* von 6 mm Länge, *c* unmittelbar vor dem Öffnen, *d* und *e* offene Blüte.

Cheiranthus maritimus L. wurde anfangs Juni 1911 an Material, das aus Erfurter Samen gezogen worden war, untersucht. Ich stellte hier zum ersten Mal fest — später habe ich dies an allen anderen daraufhin untersuchten Vertretern der Familie bestätigt gefunden —, daß die Kelchsäcke, sogar die echten Teile derselben, spät angelegt werden und in der Entwickelung sehr lange zurückbleiben. Die großen Säcke (5. Grades) von *Cheiranthus maritimus* sind zum größten Teil echt, doch finden sich am Grunde auch noch kleinere Teile, die innen hohl sind, also „unechte" Säcke. Diese entstehen erst, nachdem die echten Partien schon ziemlich fertig ausgebildet sind, nämlich erst im Verlaufe der zweiten Hälfte der Epoche V, d. h. kurz vor dem Öffnen der Blüte. Einige Stadien der Kelchentwicklung dieser Art zeigt unsere Abb. 18. Die echten Säcke entstehen durch Streckung des Blütenbodens und der in ihnen verwachsenen Wurzeln der lateralen Kelchblätter. Durch diese Streckung werden die Wurzeln des vorderen und des hinteren Kelchblattes mehr und mehr gehoben. Diese „Hebung der medianen Blütenteile" hat Verf. früher (vgl. oben S. 62), lediglich durch Vergleich fertiger Blütenformen, festgestellt. „Hebung der

medianen Blütenteile“ war also damals ein formaler Begriff, der der vergleichenden Morphologie angehörte. Jetzt aber bezeichnet er zugleich eine reale Erscheinung der Entwickelungsgeschichte. Abb. e zeigt die infolge des Druckes der auseinander weichenden inneren Teile allmählich entstehenden Spalten zwischen den Kelchrändern.

Lunaria annua L. (*biennis* Mnch.) wurde Ende April 1912 an Gartenexemplaren in Meilen bei Zürich untersucht. Die mächtigen Säcke (beinahe 6. Grades) dieser Art entwickeln sich ebenso spät. Die hier relativ und absolut viel größeren unechten Teile erreichen sogar erst nach dem Öffnen der Blüte ihre entgültige Größe. Der Horizontalstrich in unserer Abb. 19 c gibt an, wie weit der Kelch mit dem stark verlängerten Blütenboden verwachsen ist; was unter diesem Strich liegt, ist also unechter Kelchsack. Die Seitenansicht e zeigt, daß hier die medianen Sepala, allerdings nicht an ihrer Wurzel, sondern etwas über ihrem Grunde, ebenfalls ausgeweitet sind, eine Erscheinung, die (Prinz. etc.) auch anderwärts festgestellt worden ist.

Cheiranthus cheiri L. wurde in den ersten Tagen des Mai 1915 an Leipziger Gartenexemplaren untersucht. Die medianen Sepala

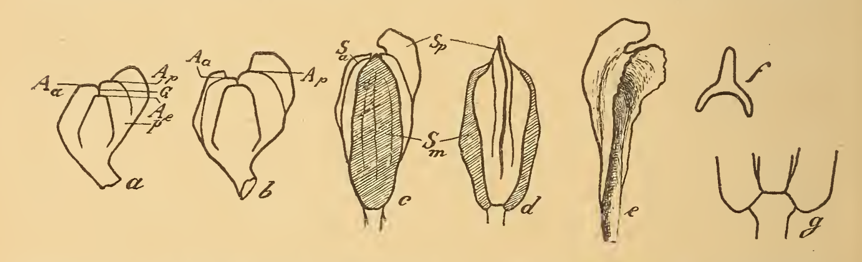


Abb. 20. Die Entwicklung des Kelches von *Cheiranthus cheiri* (zur Darstellung der früheren Anlage des oberen Teils des Kelches).
a und *b* stellen 2 resp. $2^1/_2$ mm lange Knospen, die hinteren Blätter *Ap* des inneren Staminalkreises und die etwas kürzeren vorderen *Aa* heben sich deutlich ab, die kurzen um diese Zeit übrigen inneren Blütenteile sind angegeben, Bezeichnungen wie in den früheren Abbildungen. *c* Knospe am Ende d. Ep. IV, *d* dieselbe von der Seite gesehen. *e* hinteres Kelchblatt einer von vorn offenen Blüte, *f* Querschnitt durch den oberen Teil derselben.
g Kelchbasis einer offenen Blüte von vorn.

zeigen hier, ähnlich wie bei manchen anderen Arten (vgl. oben S. 73), an ihrer Spitze kapuzenartige Vorwölbungen. Diese sind gerade an der der Mutterachse zugewendeten Seite der Blüte, die, wie oben (S. 72, Abb. 14) festgestellt wurde, in der ersten Entwickelung etwas zurückgeblieben, also am hinteren Kelchblatt, besonders stark entwickelt. Diese in der Abbildung 20 dargestellten Organe sind bei dieser Art besonders groß und nicht hohl, sondern aus einer einzigen aufgerichteten Haut gebildet. Diese Haut kann allerdings leicht in 2 Schichten gespalten werden, was auf ihre Entstehung durch Verwachsung der beiden den Kelchblattrücken bildenden Zellschichten hindeutet. Aber selbst in der in a dargestellten,

noch sehr jungen Knospe ist diese Verwachsung schon zum größten Teil vollendet.

Auffallend ist namentlich, wie viel früher die kapuzen- oder richtiger hahnenkammförmigen Fortsätze der Vorder- und Hinterkelche angelegt werden, als die Säcke an den Wurzeln der lateralen Sepala: diese sind in a und b noch nicht einmal angedeutet. Später erreichen auch bei *Cheiranthus cheiri* die Kelchsäcke ziemlich ansehnliche Größe (beinahe 4. Grades, vgl. Abb. 20 g). Sie sind hier im Gegensatz zu *Lunaria annua* zum größten Teil echt.

Die dünnhäutigen, papillösen Ränder der medianen Sepalen, die in e dargestellt sind, überdecken die benachbarten, seitlichen Kelchblätter stark und schließen sehr fest an sie an. Legt man um den großen Hahnenkammfortsatz des hinteren Kelchblattes die Schlinge eines feinen Fadens, so läßt sich, indem das andere Ende dieses Fadens an einer empfindlichen Briefwage oder einer feinen, auf halbe Gramme geaichten und graduierten Stahlspirale befestigt und die Blüte in geeigneter Weise festgehalten oder festgeklemmt wird, die Kraft, die zum Abreißen dieses Kelchblattes erforderlich ist, leicht messen. Sie beträgt, wenn der Zugfaden senkrecht zur Längsachse der Blüte läuft, ganz kurz vor Schluß der Epoche IV noch 20, während der Epoche III sogar 25 Gramm. In dem erstgenannten Stadium erfordert auch das Wegreißen des vorderen Kelchblattes, nachdem das hintere bereits entfernt, noch eine Kraft von 10 bis 15 Gramm. (Vgl. eine ähnliche Angabe in Prinz. etc. S. 40.)

B. Spezieller Teil.

Ergänzende Mitteilungen über Bau, Entwickelung und Funktion der Blütenorgane.

I. Zur Systematik der Cruciferen.

Die Entwickelungsmechanik unterscheidet aktiv-formbildende und passive Blütenmerkmale (vgl. S. 131 u. f.). Durch fortschreitende Zurückführung der letzteren auf die ersteren, wie dies in Prinz. etc. S. 147 u. f. genauer ausgeführt ist, gelangen wir schließlich zu „letzthin aktiven“ Merkmalen, die uns zur Zeit nicht weiter mechanisch beeinflußt erscheinen. Diese bringen dann „das wahre Wesen der Pflanze und ihre Verwandtschaft mit anderen Formen“ (Prinz. etc., S. 153), also den „Genotypus“ der betreffenden Formen (Schüepp (81), S. 48), am deutlichsten zum Ausdruck und sind also von besonderem Wert für die Systematik. (Über die Wertlosigkeit mechanisch ableitbarer Merkmale vgl. auch Porsch (73). Das letzthin aktive Merkmal der Cruciferenblüten ist neben der Querschnittsentwickelung und der Länge des Fruchtknotens vor allem der Grad der Hebung der medianen Blütenteile, und, weil nun der Drüsenbau als bequemer Index für den Grad jener Medianhebung dienen kann, ist ihm ein ganz besonderer Wert zuzuschreiben.

In Prinz. etc. wurde eine Gruppierung der Cruciferen durchgeführt, die in erster Linie auf der Hebung der medianen Blütenteile beruht. In Arab. wurde diese Gruppierung dann weiter ausgebaut. Sie liegt nun auch der Anordnung der Arten in den nachstehenden Einzelbeschreibungen zu Grunde. Die Einfügung der neu hinzugekommenen Gattungen erfolgte nach denselben Gesichtspunkten, wie die Aufstellung der ganzen Anordnung. Die Stellung jeder neu hinzugekommenen Gattung möchte ich hier nicht begründen; vielleicht bietet sich später Gelegenheit, im Zusammenhang auf die Anwendung der durch das entwickelungsmechanische Blütenstudium gewonnenen Mittel auf die Systematik der Cruciferen zurückzukommen. Die Arten der Gattungen *Cardamine* und *Arabis* wurden übrigens vorläufig nicht nach systematischen Gesichtspunkten untergebracht [über die Systematik dieser Gattungen vgl. Arab. und O. E. Schultz (82) sowie Schweidler (18)].

Ähnlich wie früher Hildebrand, Velenovsky-Schweidler und Bayer (41, 90 und 2, vgl. auch Arab. S. 30 u. f.), kommt neuerdings auch R. von Hayek in einer Studie über die Systematik der Cruciferen (38) zu dem Schlusse, „daß die den Honigdrüsen entnommenen Merkmale zu den verläßlichsten und wichtigsten in der Systematik der Familie gehören" (S. 169). Aber, ähnlich wie jene Autoren, behandelt er das Nektarium als unabhängiges Gebilde, nicht wie ich es getan habe, als Ausdruck einer anderen, das systematische Wesen der betreffenden Blütenform ungleich tiefer erfassenden Erscheinung, nämlich der Medianhebung. Es ist recht schade, daß R. von Hayek meine Schrift Prinz. etc. erst kurz vor Abschluß seiner Arbeit bekannt wurde, so daß er sie nicht mehr benützen konnte, denn ich hätte mir von der Verwendung meiner Grundsätze auf ein so ausgedehntes Material guten Erfolg versprochen. — Nur nebenbei sei hier bemerkt, daß der Satz R. von Hayek's (S. 170), daß laterale Drüsen immer vorhanden seien, unrichtig ist; ich habe diese von Velenowsky-Schweidler stammende Behauptung in Arab. (S. 33) bereits richtig gestellt.

Die Trennung in Siliculosae und Siliquosae hält R. von Hayek für undurchführbar. Mir erschien sie, wie ich in Prinz. etc. (S. 151) darlegte, nicht so wertlos; immerhin möchte ich auch diese Trennung nicht zu einem höheren Einteilungsprinzip erheben. Sie hat sich dagegen im Prinz. etc. bei der nach ganz anderen Gesichtspunkten gewonnenen Gruppierung gewissermaßen von selbst ergeben, und solange auch die neu hinzu gekommenen Gattungen hieran nichts ändern, möchte ich sie darum doch beibehalten.

Von entschiedenem systematischen Wert ist dagegen auch nach R. von Hayek (S. 172 und 173) die Gliederung in Angustiseptae und Latiseptae, weil im allgemeinen schon in der Blüte die Stempelwurzel entsprechend geformt ist, die Querschnittsform des Stempels aber weitgehende Einwirkung auf andere Blütenteile hat (vgl. Prinz. etc. S. 149). Schon Velenovsky stellte ja eine

Korrelation zwischen der Querschnittsform der Früchte und der Lage der Honigdrüsen fest (vgl. Knuth's Handb. II. 1. S. 78).

Im Übrigen verwendete R. von Hayek namentlich noch das von Schweidler (97, 98) erkannte Merkmal der Myrosinführung. Es sei daran erinnert, daß auch Verf. (Arab. S. 9) eine auffallende Übereinstimmung der Schweidler'schen Anordnung der Arten der Gattung *Arabis* mit seiner eigenen, auf ganz anderen Grundlagen, nämlich auf der Medianhebung und den übrigen Blütenmerkmalen beruhenden Gruppierung festgestellt hat.

II. Vorbemerkungen zu den Einzelbeschreibungen.

In Prinz. etc. (Vorwort und S. 152) und Arab. (Vorwort) hat Verf. eine besondere Darstellung über die Vorgänge während der Anthese, welche das Verhältnis zwischen Autogamie und Kreuzung bei den Cruciferen bedingen, und über die Beeinflußbarkeit derselben in Aussicht gestellt. Diese Angaben zu liefern, ist eine Aufgabe der nachstehenden Einzelbeschreibungen und der vorliegenden Schrift überhaupt. Derartige Beobachtungen wurden bei der Vorbereitung jener beiden Schriften zwar angeführt, denselben jedoch nicht beigefügt. Die damals aufgenommenen Notizen sind nun, zusammen mit neuen, in den nachfolgenden Einzelbeschreibungen verwendet worden. Wo bei diesen Einzelbeschreibungen weder Datum noch Lokalität, sondern nur eine jener beiden früheren Schriften des Verf. genannt ist, wurden die mitgeteilten Beobachtungen an dem in der betreffenden Schrift genannten und in seinen übrigen Merkmalen dort bereits beschriebenem Material ausgeführt. Die Folgerungen aus diesem Teile der Einzelbeschreibungen werden in der Zusammenfassung am Schlusse dieses Teils und in Abschnitt II des abschließenden allgemeinen Teils dieser Schrift gezogen.

Eine zweite Aufgabe der nachfolgenden Einzelbeschreibung besteht darin, weitere Beiträge zur Kenntnis der Entwickelungsgeschichte und der Entwickelungsmechanik der Cruciferenblüten zu liefern, die dann sowohl in der nachfolgenden Zusammenfassung als auch im Abschnitt I des allgemeinen Teils weiter verarbeitet werden.

Am Eingang jeder Einzelbeschreibung findet sich ein Hinweis auf diejenige der Schriften des Verf., in welcher die betreffende Art zuletzt behandelt wurde und wo auch weitere Literaturangaben zu finden sind. Wenn die betreffende Art in meinen eigenen Schriften noch nicht behandelt wurde, ist ein Verweis auf Knuth's Handbuch gegeben, wo sich ebenfalls weitere Literaturangaben finden. Nur wenn außerdem neue, weder in Knuth's Handbuch, noch in meinen Schriften genannte Literatur vorliegt [Fisch (13), Kirchner (50), Stäger (103, 105), Fritsch (19), von Hayek (38), Beauverd (3—5)], so ist auch diese noch angegeben. Falls diese Autoren bereits auf Knuth's Handbuch ver-

weisen, ist dann der Hinweis auf dieses weggelassen. Die Gattungsdiagnosen des Nektariums, die von Hayek gibt, wurden nur da verwendet, wo die vorliegenden Beschreibungen des Nektariums sonst sehr von einander abweichen oder unvollständig sind. Wo Literaturhinweise ganz fehlen, liegen noch keine Publikationen über die betreffende Art vor.

Die Beschreibungen beruhen größtenteils, und soweit nicht besonders angegeben, auf eigenen Beobachtungen; Ort und Zeit derselben ist jeweils angegeben. Referierende Mitteilungen sind im Zusammenhang als solche leicht kenntlich.

III. Einzelbeschreibungen.

1. *Matthiola incana* R. Br. Ende April 1912 untersuchte ich Abkömmlinge der schon früher (Prinz. etc. S. 25—35) beschriebenen Exemplare. Damals waren schon im August aufgebrochene Letztlingsblüten beobachtet worden, diesmal waren es die in der ersten Zeit des Blühens der Stöcke entwickelten Blüten.

Die hackig übergreifenden medianen Sepala bilden einen sehr festen Kelchverschluß. Die in Prinz. etc. (vergl. dort Abb. 21 a, S. 33) dargestellte Aufwärtsbiegung der langgestreckten Wurzeln dieser Kelchblätter bildet sich erst im Verlauf der Epoche V aus, d. h. die Medianhebung der Blüte erreicht, ähnlich wie bei den Arten, deren Kelchentwickelung in der Einleitung dieser Schrift betrachtet wurde, resp. sehr spät ihren entgültigen Betrag. Sie mag ungefähr gleich stark sein, wie bei den in Prinz. etc. beschriebenen Letztlingsblüten. Dort wurden zwar (S. 30) Kelchsäcke 5. Grades ausgegeben, die aber zum größten Teil unecht waren, hier dagegen geht die gesamte Kelchausbuchtung nur sehr wenig über den 4. Grad hinaus, dafür sind aber die Säcke zum größten Teil echt.

In den früher (Prinz. etc.) beschriebenen Letztlingsblüten blieben die Staubblätter, namentlich die äußeren, auffallend kurz. Die Blüten von 1912 entsprachen in dieser Beziehung dagegen mehr dem normalen Verhalten der meisten Cruciferenblüten: Die inneren Staubblätter wurden stärker über den Kronteller emporgehoben, und namentlich die äußeren zeigten einen viel intensiveren Filamentzuwachs, so daß ihre Beutel zuletzt sogar beinahe bis zu denen der inneren Stamina emporgehoben wurden und mit ihren Spitzen und der Kronöffnung hervorragten. Es wurden demgemäß auch normale Beutelhöhlen ausgebildet und diese, und nicht die in Prinz. etc. beschriebenen, außergewöhnlichen Stellen dienten den besuchenden Honigbienen zur Einführung ihres Saugrüssels. Die inneren Staubblätter überragten, ähnlich wie bei *Cardamine pratensis,* den Stempel schon bei Beginn der Anthese und verlängerten sich dann am Anfang derselben noch etwas. Sie zeigten auch, im Gegensatz zu den in Prinz. etc. beschriebenen Blüten, deutliche sekundäre Drehungen. Diese führte allerdings kaum bis zur 1. || -Stellung.

Über künstliche Beeinflussung des Blütenlaufes durch Änderung der Temperatur und Luftfeuchtigkeit vgl. S. 161.

Die Kronblätter waren größer als in den früher beschriebenen Blüten. Ihr Wachstum wurde auch während der Anthese noch fortgesetzt, und zwar vergrößerten sich dann namentlich die Platten noch wesentlich. Die in Prinz. etc. beschriebene Verlagerung der

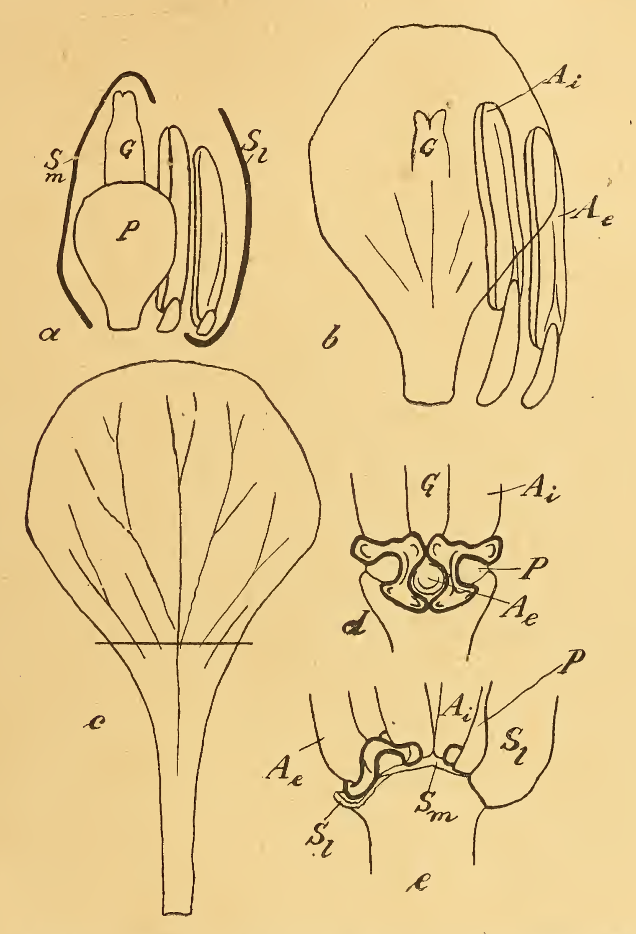


Abb. 21. *Matthiola incana.* *a* innere Blütenteile aus einer 2 mm langen, *b* aus einer älteren Knospe, Länge des Kronblattes in *b* = 10 mm. *c* Kronblatt einer offenen Blüte, *d* Nektarium von der Seite, *e* dasselbe von vorn. Bezeichnungen wie in den früheren Abbildungen. In *a* sind die Kelchblätter im Längsschnitt dargestellt.

Petalennägel kam hier nicht vor; sie hängt also wirklich mit der dort beobachteten, rudimentären Ausbildung der seitlichen Stamina zusammen. Die Kronöffnung war demgemäß auch nicht quadratisch, sondern rhombisch bis spitz-rhombisch, der Kronteller dorso-

ventral gestreckt. Die Nägel von *Matthiola incana* sind so schlank, daß die Antheren der seitlichen Staubblätter die bei anderen Arten, z. B. *Raphanus sativus* L. und *Eruca sativa* Lam. beobachteten Umkrempelungen ihrer Ränder (vgl. oben Abb. 6) nicht hervorzurufen vermögen.

Die in unserer Abb. 21 d und e gegebene Darstellung des Nektariums entspricht im Wesentlichen den früheren Angaben.

2. *Hesperis matronalis* L. (Prinz. etc. S. 34 und 35.) Die 4 inneren Staubblätter überragen die Narbe bei Beginn der Anthese etwas. Papillen kurz vor Beginn der Anthese fertig entwickelt; das Stäuben beginnt kurze Zeit nach dem Entfalten der Petala. Keine Stempelnachstreckung beobachtet.

3. *Malcolmia maritima* R. Br. (Prinz. etc. S. 36—39.) Belegen der Narbe mit eigenem Staub erscheint bei der gegenseitigen Stellung der Fortpflanzungsorgane unvermeidlich. Hier wurde eine Nachstreckung des Stempels beobachtet: wenn die letzten Pollen-

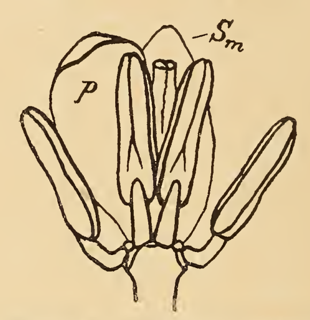


Abb. 22. *Cheiranthns maritimus* (Material von 1913) Länge der Blütenteile am Anfang der Ep. V.

körner entleert werden, wird die schwach überlebende Narbe bis zur Spitze der Beutel der inneren Staubblätter emporgehoben. — Nach Velenovsky und Prinz. etc. 2 durch das äußere Hauptblatt eingeschnürte, also nach außen stark konkave, endandrische Lateraldrüsen; nach v. Hayek's Gattungsdiagnose (S. 225) sind diese in 4 amphiandrische Drüsen zerteilt.

4. *Cheiranthus maritimus* h. Diese Pflanze, die im Juni blüht, wurde in den Jahren 1911 und 1913 an Erfurter Material untersucht. Über die Kelchentwickelung ist oben (S. 79) bereits berichtet. Die übrigen Zuwachsverhältnisse entsprechen bis einschließlich Epoche IV denen von *Cardamine pratensis*. Dann bleibt aber der Griffel zurück: Zu Anfang der Epoche V sind die inneren Staubblätter schon so lang oder selbst etwas länger als jener (Abb. 22). Bei Beginn der Anthese überragen sie ihn sogar um den vollen Betrag der hier sehr langgestreckten Antheren. Später wächst dann allerdings der Stempel noch etwas nach. — Die Narbe wird schon zu Anfang der Epoche V völlig papillös, das Stäuben der Antheren beginnt unmittelbar nach dem Öffnen der Blüte. — Das Wachstum der Krone bleibt, verglichen mit

Cardamine, gegen Ende der Epoche IV zurück, ist dafür aber nach dem Öffnen der Blüte intensiver.

Im Jahre 1915 wurden neuerdings Stöcke, die aus Samen der früheren gezogen worden waren, untersucht. Das Stempelwachstum war diesmal bedeutend stärker, so daß das Wachstumsdiagramm um diese Zeit dem von *Cardamine* viel mehr glich. Hierzu muß bemerkt werden, daß in den beiden Jahren 1911 und 1913, namentlich im letzteren, die Anlage und Entwickelung der Blüten durch Regen stark gehemmt worden war. Nachstreckung des Stempels kam 1911 wahrscheinlich in allen Blüten, 1915 nur in vereinzelten vor; 1913 wurde hierauf nicht geachtet.

Vier kleine amphiandrische Lateraldrüsen, gegen die Außenseiten der inneren Staubblätter hin verlagert und eine große endandrische, dazu 2 sehr kleine Mediandrüsen. (v. Hayek's Gattungsdiagnose nennt nur zwei laterale Drüsen, große, die Basis der kurzen Staubblätter umgebende, beiderseits gelappte Ringe. Über künstliche Beeinflussung des Blühens durch Änderung der Temperatur und Luftfeuchtigkeit vgl. S. 161.

Cheiranthus cheiri L. Knuth II. 1. S. 82. An den im Jahre 1915 untersuchten Exemplaren, deren Kelchentwickelung wir (S. 80) bereits kennen lernten, wurden gleichzeitig einige Beobachtungen über den Zuwachs der übrigen Blütenteile gemacht. Die inneren Staubblätter überragten bei Beginn der Anthese den Stempel um $^3/_4$ einer Antherenlänge. Später steigt dieser Längenunterschied bis zum Betrag einer ganzen Antherenlänge. Die Antheren der inneren Staubblätter sind von Anfang an bis zur 1. ‖-Stellung abgedreht. Die Spitze der äußeren Stamina erreicht zuletzt die Basis der Antheren der inneren und die Höhe des Krontellers, so daß also die Beutel jener Staubblätter während der ganzen Anthese in der Kronröhre stecken bleiben. — Das Stäuben beginnt unmittelbar nach dem Öffnen. Sehr ergiebiges Belegen der Narbe mit eigenem Staub wurde stets beobachtet. Die Narbenpapillen erreichen erst unmittelbar vor dem Öffnen, oder sogar erst während des Entfaltens der Petala ihre entgültige Größe. Die Narbe überdauert nicht. Schwache aber deutliche Nachstreckung bei der Mehrzahl der Blüten. Über die jüngsten Blütenanlagen wurde eingangs (S. 72, Abb. 14) berichtet.

Knospen dieser Art wurden im Verlaufe der Epoche IV mit einem feinen Seidenfaden quer umschürt. Die meisten Versuchsblüten starben, trotzdem die Pflanzen in einem feuchten Raume gehalten wurden, ab. Die übrigen zeigten nach einigen Tagen schwache Einschnürungen an den Antheren und in der Entwickelung zurückgebliebene Stempel. Auch waren die Filamente kurz geblieben. Die in den normalen Blüten schwach ausgebildeten Leisten an den seitlichen Rändern der Filamente der inneren Stamina waren stärker ausgebildet, und zwar auch im oberen Teil des Filamentes, wo sie in normalen Blüten allmählich auslaufen. Ja, es traten sogar Leisten an Stellen auf, wo solche in normalen Blüten ganz fehlen, nämlich an den inneren, gegen die Medianachse der Blüte zugewendeten Rändern der Filamente (vgl. Abb. 23).

Andere Blütenknospen wurden gegen Ende der Epoche IV an der Spitze mit einem Lacküberzug versehen und dadurch beträchtlich länger geschlossen gehalten. Die Kronblätter blieben in diesen Blüten auch nach dem nachherigen Öffnen löffelförmig eingekrümmt; offenbar darum, weil sie in dieser Lage zu verharren gezwungen worden waren, bis die Zeit ihrer größten Wachstumsintensität bereits vorüber war. Auch die Staubblätter dieser Blüten blieben während der ganzen späteren Anthese rund einwärts gebogen. Die Leisten am Grunde der Filamente waren zwar nicht so stark entwickelt wie die in den vorigen Versuchspflanzen, zeigten aber deutlich eine beträchtlichere Größe als in normalen Blüten. Über künstliche Beeinflussung des Blühverlaufes durch Änderung der Feuchtigkeit und Temperaturen vgl. S. 161.

6. *Raphanus sativus* L. Prinz. etc. S. 39—48. Die inneren Staubblätter überragten an beiden Standorten den Stempel beim Öffnen der Blüte um eine halbe Antherenlänge. Schon während

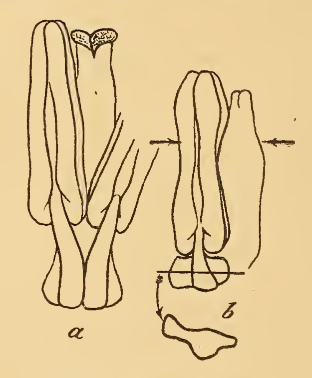


Abb. 23. *Cheiranthus cheiri.*
a zwei innere Staubblätter und Stempel einer normalen Knospe in der ersten Hälfte der Epoche V, *b* inneres Staubblatt und Stempel um dieselbe Zeit, jedoch aus einer Knospe, die zu Anfang der Ep. IV an der mit Pfeilen bezeichneten Stelle umschnürt worden war. Unter *b* ein Querschnitt durch das in *b* dargestellte Filament.

des Öffnens steigt diese Höhendifferenz auf den Betrag einer ganzen Antherenlänge, später noch etwas darüber. Gegen Ende der Anthese neue Stempelstreckung, so daß der Stempel die inneren Stamina schließlich seinerseits wieder etwas überragt. Die inneren Staubblätter enthalten um diese Zeit nur noch Spuren Staub, die äußeren stehen jedoch dann gewöhnlich erst am Anfang ihrer Tätigkeit. Sie sind also zeitlich sehr stark verzögert und bleiben auch an Länge stets um mehr als eine Anthere hinter den anderen zurück. In den letzten Blüten einiger Stöcke beobachtete ich fast filamentlose äußere Staubblätter, die sich gar nicht mehr öffneten.

In Richterswil wurden vereinzelt seitwärts gebogene Griffelenden beobachtet, die das Belegen der Narben mit eigenem Staub sehr erleichterten (vgl. S. 141).

7. *Eruca sativa* Lam. Prinz. etc. S. 49 und 50. Die Narbe überlebt oft sehr stark. Entfernt man den Kelch einer frischen Blüte, so bewegen sich die seitlichen Stamina, ähnlich wie dies früher (Prinz. etc. S. 42 resp. 37) bei *Raphanus sativus* und *Malcolmia maritima* beobachtet worden war, nach außen, ein Beweis, daß vorher latente Druckkräfte auf sie eingewirkt hatten.

8. *Brassica napus* L. Prinz. etc. S. 50 und 51. Erst wenn die Krone sich entfaltet, erreichen die inneren Staubblätter die Länge des Stempels. Nachher überholen sie ihn um etwa Antherenlänge, und erst zuletzt wird die Narbe wieder beinahe auf die Höhe der Spitze des inneren Staminalkreises gehoben. Letzterer enthält um diese Zeit kaum mehr Staub. Die Narbe überdauert nur schwach.

9. *Brassica oleracea* L. Prinz. etc. S. 51 und 52. In Meilen bei Zürich, Ende April 1912 untersucht. Besonders mächtige Kapuzen an der Spitze sämtlicher Kelchblätter, besonders der vorderen und hinteren.

10. *Erucastrum Pollichii* Sch. et Sp. Prinz. etc. S. 52 und 53. Bei Beginn der Anthese haben die beiden äußeren Staubblätter die

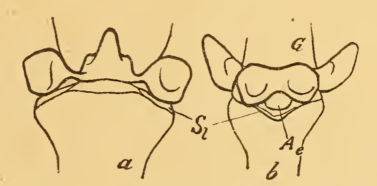


Abb. 24. *Erucastrum Pollichii.*
Nektarium, *a* von vorn, *b* von der Seite.

Höhe der Kronöffnung und beinahe auch die der Narbe erreicht, während die inneren dann schon um den Betrag einer Anthere länger sind als der Stempel. Die Papillen sind lange vor dem Öffnen fertig ausgebildet. Die inneren Stamina beginnen kurz nach dem Öffnen zu stäuben, die äußeren, wie immer, erst später. Zuletzt erreicht der Stempel beinahe die Länge der inneren Staubblätter. Die Narbe überlebt die Staubblätter meist beträchtlich.

Im Juni 1911 wurden bei sehr sonniger Witterung andere Stöcke, die in einem Garten in Zürich IV als Unkraut gewachsen waren, untersucht. Die zur Hälfte echten Kelchsäcke waren bei diesen etwas kleiner (4. Grades). Die Mediandrüsen waren dementsprechend größer und sezernierten, ebenso wie die lateralen; sie waren mit diesen durch ziemlich kräftige Drüsenbrücken verbunden (Abb. 24). Petalenfaltung wie früher, Kronteller ebenfalls strahlig-kreuzförmig, bei einzelnen Blüten sogar transversal gestreckt. Kronöffnung, solange sie erkennbar ist — die Petala fallen später auseinander — geschweift. Die inneren Staubblätter überragen hier bei Beginn der Anthese den Stempel um eine, die Spitze der äußeren Stamina und die Kronöffnung um $1^1/_2$ Antherenlänge.

Die Narbe überlebt die Staubblätter nie. In der Mehrzahl der Blüten wurde starke Nachstreckung des Stempels festgestellt. Die ersten Vorgänge der Anthese werden sehr rasch abgewickelt, so daß man nur in den Morgenstunden frisch geöffnete Blüten vorfindet. In den übrigen Merkmalen, namentlich auch den Drehungen der Staubblätter, verhielten sich die Blüten wie die früheren. Sehr vollkommener Fruchtansatz.

Aus Knospen, die durch einen Lacküberzug an der Spitze des Kelches länger geschlossen gehalten worden waren, entstanden Blüten mit geknickten inneren Staubblättern, ähnlich wie sie ständig bei *Kernera saxatilis* (Prinz. etc. S. 109—111) und ausnahmsweise bei *Sinapis arvensis* (S. unten, S. 91 u. 141) vorkommen.

11. *Sinapis arvensis* L. Im August 1908 wurden an den in Prinz. etc. S. 53—55 beschriebenen Hottinger-Blüten weitere Beobachtungen gemacht, die mit neueren, im Juni 1915 in Leipzig gesammelten übereinstimmen: Kurz vor dem Öffnen überragt der

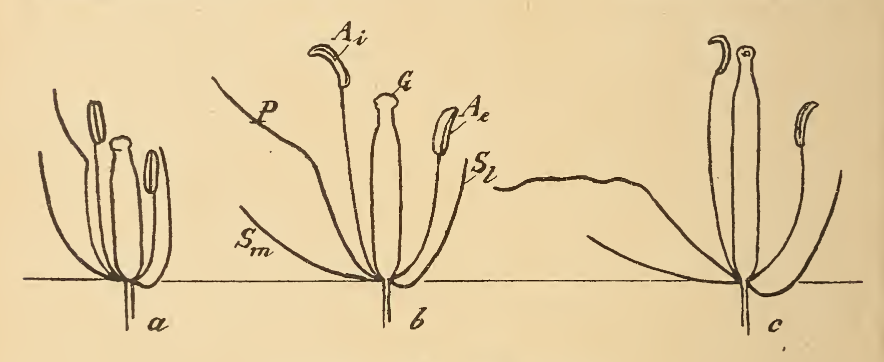


Abb. 25. *Erucastrum Pollichii.*
Längenverhältnis der Blütenteile, *a* beim Entfalten, *b* in der Mitte der Anthese, *c* am Ende derselben und zwar in einer Blüte mit Nachstreckung des Stempels. Material von 1911. Schematisch.

bereits empfängnisfähige Stempel die inneren Staubblätter noch um einen ganz geringen Betrag. Die Beutel der letzteren sind aber dann doch bereits bis zur 1. ||-Stellung abgedreht. Bei sonnigem Wetter verlaufen die ersten Stadien der Anthese sehr rasch, so daß nur in den Morgenstunden Blüten mit aufrechten Nägeln, scharf gefalteten Platten und wohlbegrenzten Kronöffnungen zu sehen sind. Petalen und innere Staubblätter wachsen im Verlaufe der Anthese noch recht kräftig, während die äußeren Stamina sehr zurückbleiben, so daß sie mit ihren Antherenspitzen nie aus der Kronöffnung hervorragen. Gegen Ende der Anthese wird die Narbe bis zu den um diese Zeit um 180° abgedrehten und nach hinten, d. h. nach der Narbe hin übergeneigten Beuteln der inzwischen sehr lang gewordenen inneren Stamina emporgehoben. Da diese jetzt noch etwas Pollen enthalten und dem Stempel dicht anliegen, ist Belegen mit eigenem Pollen sehr wahrscheinlich. Die Anthese dauert bei sonnigem Wetter nicht einmal 2 Tage, die

Narbe bleibt aber noch bis in den dritten Tag hinein frisch. Sie wird um diese Zeit in den meisten Blüten durch Nachstreckung des Stempels über die inneren Stamina emporgehoben.

Oben (S. 75) wurden bereits die Zuwachsverhältnisse der 1911 untersuchten Blüten, die übrigens mit den vorstehenden Angaben nicht ganz übereinstimmen, wiedergegeben. Zur Ergänzung ist nur noch zu bemerken, daß bei der Messung No. 5 die Antheren der inneren Staubblätter bereits bis zur 1. || -Stellung, bei Messung No. 7 zur ⊥-Stellung abgedreht waren und in dem, durch die letzte Messung No. 8 wiedergegebenen Stadium diese Drehung bis zum Betrage von 180° fortgeschritten war. Nachstreckungen des Stempels kamen hier nur in einem kleineren Teil der Blüten vor.

Fast alle der im Jahre 1915 untersuchten Blüten zeigten die in Abb. 26 dargestellte Knickung der Filamente der inneren Staubblätter. Es wurden nun die Kelche einzelner Knospen an der Spitze vorzeitig gelockert. Da dieser Eingriff erst am Anfang

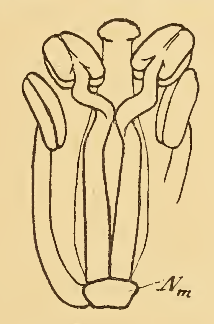


Abb. 26. *Sinapis arvensis.*
Staubblätter und Stempel vor Beginn der Anthese von vorn. Material von 1915.

der Epoche V vorgenommen wurde, litten die Blüten meist nicht darunter, nur einige wenige welkten. Die übrigen zeigten ausnahmslos gerade gestreckte Filamente, ein Beweis dafür, daß jene Knickung durch den Druck des geschlossenen Kelches hervorgebracht worden war. Dieser Versuch hat besonderes Interesse, wenn wir ihn mit dem an *Erucastrum Pollichii* ausgeführten, der seine direkte Umkehrung darstellt, vergleichen.

12. *Sinapis alba* L. Prinz. etc. S. 55 und 56. Am Schlusse der Anthese überragten in den Hottinger Blüten die stark verlängerten inneren Staubblätter den Stempel um 1, die äußeren Stamina um 2 bis 3 Antherenlängen.

13. *Diplotaxis tenuifolia* D. C. Prinz. etc. S. 56—60. Auch hier sind die Narbenpapillen schon vor dem Öffnen völlig ausgebildet. Der Stempel erreicht am Schluß der Anthese beinahe die Länge der inneren Staubblätter. Wenn beide Fortpflanzungsorgane noch teilweise funktionieren, verfärben sich die welkenden Kronblätter oft weiß und bewegen sich nach innen. Die Narbe überdauert meist gar nicht.

14. *Diplotaxis Harra* (Forsk.) Boiss. Nach Fisch (S. 29—31), der diese Art im Winter 1897/98 beobachtete.

Kelchsäcke wohl etwas stärker als bei *D. tenufolia.* Am Grunde zwischen den Sepala kleine Spalten, durch welche die Honigdrüsen sichtbar werden; der Autor gibt an, daß diese infolge kleiner hakiger Vorsprünge entstehen, die er an der Innenseite der medianen Sepala beobachtete. Die rundlichen, gelben Platten sind von den schlanken Nägeln ziemlich scharf abgehoben und um 90° oder mehr gegen sie gefaltet; Krondurchmesser 10—18, Länge der Kronröhre $4^1/_2$—6 mm, — „welche letztere, da die Kronblätter sich leicht etwas auseinanderrücken lassen, keinen entsprechend langen Rüssel erfordert, eine für die Bestäubung aller Cruciferen nicht unwichtige Beobachtung. Scharfer, aber angenehmer Duft, ähnlich wie wir ihn auch bei *Sinapis arvensis* und anderen Cruciferen finden."

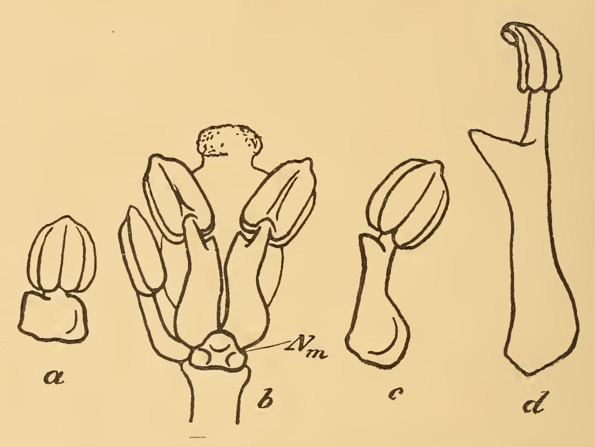


Abb. 27. *Crambe cordifolia.*

a, *c* und *d* längeres Staubblatt von innen, *a* zu Anfang, *c* um die Mitte der Ep. V, *d* am Ende der Anthese. *b* Staubblätter und Stempel um die Mitte der Ep. V.

Staubblattdrehungen bis 180°. Die Antheren der inneren Stamina stehen in der vollen Anthese auf der Höhe der Narbe, diese mit ihren Spitzen nur wenig überragend, die Beutel der beiden äußeren dagegen viel tiefer, nämlich auf dem Niveau der Kronöffnung. Narbe beim Öffnen schon völlig entwickelt. Das Stäuben beginnt erst kurze Zeit nach dem Öffnen. Da auch die inneren Staubblätter oben etwas spreizen, ist Autogamie anfangs erschwert; erst gegen Ende der Anthese wird sie unvermeidlich, weil die jetzt extrorsen Antheren der inneren Stamina sich über die Narbe zurückkrümmen und der so entstehende Antherenkegel in ähnlicher Weise, wie dies oben für *Sinapis arvensis,* in weniger vollkommenem Maße auch für *Erucastrum Pollichii* und *Diplotaxis tenuifolia,* angegeben wurde, zuletzt durch den nachwachsenden Stempel durchbrochen wird.

Zwei walzig-zapfenförmige Mediandrüsen und zwei unscheinbare, napfförmige, endandrische Lateraldrüsen. Erstere funktionieren nur schwach. Stempel etwas gestielt. Drüsen manchmal von oben sichtbar.

15. *Crambe cordifolia* Stev. Im Juni 1915 und 1916 an Leipziger Gartenexemplaren, die vom Schulgarten Köln a. Rh. bezogen worden waren, untersucht.

Die medianen Blütenteile sind nicht gehoben, die medianen Sepala haben breite, nach außen gebogene Insertionen. Unechte Säcke, die jedoch kaum wahrnehmbar sind. Dem Kelchbau entspricht nach den in Prinz. etc. (S. 149, 153 u. f.) dargelegten Grundsätzen der Bau des Nektariums: Mächtige, rundlich-dreieckige, gewöhnlich etwas dreihöckerige Mediandrüsen, außerdem kleine, außen konkave endandrische Lateraldrüsen.

Starke Leisten an den Filamenten der inneren Staubblätter, die oben in freien Zipfeln endigen. Sie erreichen erst während der letzten, stärksten Filamentstreckung, also in Epoche V und zu Anfang der Anthese, ihre entgültige Gestalt (Abb. 27).

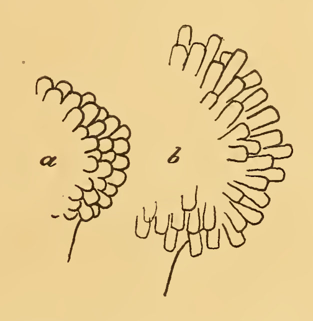


Abb. 28. *Crambe cordifolia.*
Narbenpapillen *a* am Anfang der Ep. V, *b* bei Beginn der Anthere (Ep. VI).

Die große Narbe ist schon zu Anfang der Epoche V stark papillös, aber ihre volle Ausbildung erreichen die Papillen doch erst bei Beginn des Blühens (Abb. 28). Das Stäuben beginnt sehr bald nach dem Entfalten der Petala. Die inneren Staubblätter überragen die Narbe während der Anthese um eine halbe bis eine ganze Antherenlänge, die äußeren sind etwas kürzer als der Stempel. Sämtliche Staubblätter spreizen so stark, daß Autogamie ausgeschlossen ist, und zwar auch bei regnerischem Wetter. Die mächtigen Blütenstände wurden sehr reichlich von Insekten besucht. Die Anthese dauerte 1916 durchschnittlich 2 Tage. Die Narbe überdauerte die Staubblätter nie. Eine schwache Nachstreckung des Stempels wurde in allen Blüten beobachtet; Staubblätter und Stempel waren um diese Zeit bereits verwelkt. — Über Versuche zu künstlicher Abänderung des Blühens vgl. S. 161.

16. *Zilla myagroides* Forsk. Im Winter 1897/98 von Fisch (S. 25—27) in Heluan beobachtet.

Nach diesem Autor: Reichlich sezernierende, aber unschein-

bare, napfförmige, endandrische Lateraldrüsen und walzig-zapfenförmige, wenig oder gar nicht sezernierende Mediandrüsen. (Nach v. Hayek's Gattungsdiagnose (38, S. 268) sind die Lateraldrüsen größer, halbmondförmig und mit Fortsätzen gegen die längeren Staubblätter hin, die medianen kleiner, schuppenförmig.) Die letzteren sind, da sich die Mediankelchblätter am Grunde etwas nach außen biegen (vgl. *Diplotaxis Harra* und Prinz. etc. S. 160), von der Seite sichtbar und Besuchern auf diesem Wege zugänglich.

Die beiden Kelchpaare sind „wie bei anderen Cruciferen von einander ziemlich verschieden. Die transversalen Blätter sind breiter, eiförmig-lanzett, . . . die medianen dagegen sind schmal, zungenförmig-lanzett, länger als vorige und am Grunde auf der inneren Seite, ähnlich wie diejenigen von *Diplotaxis Harra,* mit einem Haken versehen, durch welchen der über dem Haken liegende Teil des Kelchblattes sich bogig nach außen krümmt und der ganze Kelch sein krugförmiges Aussehen erhält." Diese Kelchfortsätze, die wahrscheinlich denen von *Iberis umbellata* (Prinz. etc., S. 103) entsprechen, dürften für entwickelungsmechanische Untersuchungen besonders dankbar sein.

Lange, keilförmige Platte, anfangs rosa, später karmin, steht in scharfem Kontrast zu den gelben Beuteln; sie ist nur wenig vom Nagel abgesetzt. Kronröhre 6—7 mm lang, Blütendurchmesser 15—33 mm. „Letzterer ist bei älteren Blüten größer als bei jüngeren", also auch hier ein starkes Wachstum der Krone noch während der Anthese. Bei Nacht und bei Regenwetter bleiben die Blüten offen. Die von Hansgirg (37) gemeldeten gamotropischen und karpotropischen Bewegungen der Blüten- resp. Fruchtstiele fehlen.

Filamente unten viel breiter als oben. Die Antheren der längeren Staubblätter überragen die Narbe, die der kürzeren stehen mit ihr und dem Kronteller auf gleicher Höhe. Keine Drehungen.

Narbenpapillen schon in der Knospe. Das Stäuben beginnt sogleich nach dem Öffnen. Autogamie unvermeidlich und auch von Erfolg.

17. *Hugueninia tanacetifolia* Rchb. Stäger (105, S. 293) untersuchte diese Art Ende Juli 1909 im Alpengarten der Linnaea in Bourg-St. Pierre (700 m) und bei Hospitalet (2100 m) am großen St. Bernhard (Wallis).

Am ersteren Standort betrug der Blütendurchmesser 4 bis 5, am letzteren 7 mm. Kelchblätter fast so gelb wie die Kronblätter, lateral aufgerichtet, vordere und hintere stark, bisweilen sogar wagerecht abstehend. Ähnliche Unterschiede zwischen den beiden Kelchpaaren fanden wir auch bei *Brassica oleracea, Erucastrum Pollichii, Sinapis arvensis, S. alba, Diplotaxis tenuifolia* (Prinz. etc. S. 51 resp. 52, 53, 55, 58).

Zwei laterale Drüsen „sondern ziemlich reichlich Honig ab, der von oben sichtbar ist".

„Die zweilippige Narbe entwickelt ihre Papillen erst recht, wenn die Antheren verstäubt und die Petalen am Welken sind. Die kürzeren 2 Staubblätter sind so lang als der Griffel, die 4

langen überragen anfangs die Narbe um 2 bis 3 Antherenlängen. Alle . . . spreizen stark . .; dabei neigen die Antheren der 4 langen gegen die der 2 kurzen Staubblätter . . . Zunächst wird also unbedingt Fremdbestäubung angestrebt . . . Der Griffel wächst dann rasch, so daß die Narbe bald die Höhe der (längeren) Staubblätter erreicht, biegt sich aber in diesem Stadium bogig nach einer Seite der Blüte, oft sogar zur Blüte hinaus.“ Die Narbe überdauert stark.

18. *Sisymbrium officinale* Scop. Prinz. etc. S. 62 und 63. Im Mai und Juni 1915 und 1916 auf Schuttstellen beim Völkerschlachtdenkmal in Leipzig neuerdings untersucht.

Besonders interessant sind bei dieser Art die lokalen Abänderungen des Nektariums. Beim vorliegenden Material vollständiges Nektarium nach Abb. 29; vgl. dagegen Prinz. etc. S. 62.

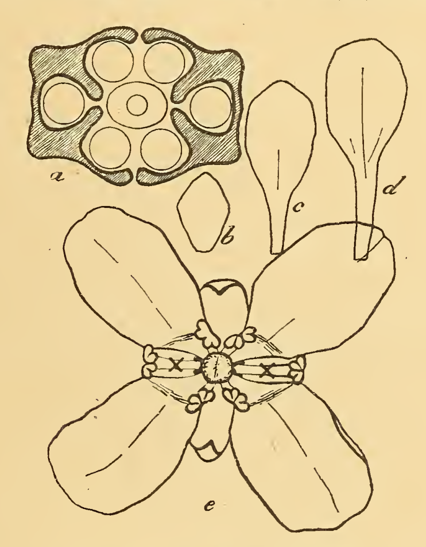


Abb. 29. *Sisymbrium officinale*.
a Bauplan des Nektariums, *b* Kronblatt aus einer $1^1/_2$ mm langen Knospe (kurz vor Mitte der Ep. IV), *c* dasselbe aus einer $2^1/_3$ mm langen Knospe (Ende Ep. V), *d* dasselbe am Ende der Anthese (Ep. VI), *e* Blüte in der Mitte der Anthere von oben.

Dem Bau des Nektariums entsprechend sind hier die Kelchsäcke noch etwas schwächer als in Prinz. etc. angegeben.

Unsere schematischen Zuwachszeichnungen (Abb. 29 b—d) zeigen, daß das Wachstum der Krone im Verlauf der Epoche V schwächer ist als bei *Cardamine pratensis*. Auch am Ende der Anthese sind die Petala noch verhältnismäßig kleiner als bei dieser Art.

Schon vor dem Öffnen vollständig ausgebildete Papillen. Das Öffnen beginnt vormittags zwischen 8 und 9 Uhr. Die inneren Stamina beginnen zu stäuben, sobald die Krone entfaltet ist, die äußeren erst 1 bis 2 Stunden später. Zur Zeit der vollen Anthese berühren die Antheren der dem Griffel nahe anliegenden inneren

Staubblätter mit ihrem unteren Teil die Narbe, so daß Autogamie nicht zu vermeiden ist. Wenn kein Regen fällt, ist die Funktion der Staubblätter am Abend desselben Tages schon beendet und am folgenden Morgen sind Stamina, Petala und Narbenpapillen verwelkt. Nachstreckung des Stempels in allen untersuchten Blüten beobachtet; sie beginnt frühestens am Nachmittag des zweiten Tages. Vollständiger Fruchtansatz, aber viele unvollkommen entwickelte Früchte. — Primäre Staubblattdrehungen bis zur 1. || -Stellung, sekundär fortgesetzt bis zur || -Stellung.

19. *Barbaraea vulgaris* R. Br. (*Erysimum Barbaraea* L.) Prinz. etc. S. 68 und 69. In den letzten Ende August im botanischen Garten noch aufgegangenen Blüten wurden, ähnlich wie bei den in Prinz. etc. S. 64 und 65 beschriebenen Blüten von *Erysimum orientale* R. Br., die ebenfalls Letztlinge waren, die Staubblätter allmählich immer kürzer, so daß sie schließlich die Länge des Stempels im ganzen Verlaufe der Anthese nie mehr erreichten. Autogamie war in diesen Blüten natürlich unmöglich. — Engler hat (12) Monstrositäten festgestellt.

Cardamine. O. E. Schultz gibt in seiner Monographie (82) an, daß manchmal an der Basis der Nägel umgebogene gezähnelte Läppchen vorkommen (vgl. *Heliophila*). Stempel nach diesem Autor durch eine Verlängerung der Blütenachse etwas gestielt.

20. *Cardamine pratensis* L. Untersucht: Im April 1906 in „Sprensenbühl"-Zürich V, zu Anfang Mai 1908 beim „Rigiblick"-Zürich V, Ende April 1911 beim „Rigiblick"-Zürich IV, im April 1912 am „Pfannenstiel" oberhalb Meilen (am Zürichsee), Ende April und Anfang Mai 1916 in Gundorf bei Leipzig. — Die nachfolgenden Angaben treffen, soweit keine Abweichungen vermerkt sind, für alle Standorte zu, ebenso die Abbildungen.

Einige vorläufige Angaben über diese Art finden sich in C. C. S., S. 8—10. Dort wurden bereits die schlanken, von den Platten jedoch nicht sehr scharf abgesetzten Nägel und die Umkrempelungen an den an die seitlichen Staubblätter angrenzenden Nagelrändern abgebildet (Taf. I, Abb. 20a). Diese Umkrempelungen wurden später (Prinz. etc.) als Teile der seitlichen „Beutelhöhlen" erkannt, d. h. als entstanden durch den Druck der Beutel der seitlichen Stamina. Bei *Cardamine pratensis* ist die Erscheinung allerdings nur schwach ausgebildet. — Die kräftigen Kelchsäcke (reichlich 4. Grades) waren bei dem Material von 1912 und namentlich von 1908 etwas größer als an den übrigen Standorten und dort zur Hälfte, an den übrigen Standorten kaum zu einem Dritteil echt.

Der Grundplan des Nektariums besteht aus 2 die Wurzeln der äußeren Filamente umgebenden ringförmigen Lateraldrüsen und 2 Mediandrüsen. Verbindungsstreifen zwischen diesen und jenen kommen nicht vor. In den Einzelheiten zeigt aber das Nektarium starke lokale Unterschiede. In den Blüten von 1906 waren die medianen Drüsen relativ größer als in den in C. C. S. beschriebenen.

Der exandrische Teil der Lateraldrüsen war an dem 1908 untersuchten Material sehr schmal, oft kaum mehr erkennbar. Diese Blüten zeigten überhaupt die stärksten Abweichungen im Bau des Nektariums. Das Fehlen der Mediandrüsen und stärkere Ausbildung der unechten Kelchsäcke bewies, daß bei ihnen die Medianhebung stärker war als in den übrigen untersuchten Blüten. — An den übrigen Standorten entsprach das Nektarium auch im Einzelnen der Abbildung Velenovsky's (Taf. I, Abb. 27): Endandrische Teile der Lateraldrüsen durch Transversalfurchen geteilt, oft breiter, oft schmaler als die exandrischen; stark vorspringende, flache, eng zwischen Filamente und Kelch eingekeilte Mediandrüsen.

Ein Querschnitt durch den Blütengrund (Abb. 30 c) von *Cardamine pratensis* zeigt die für die Cruciferen charakteristische Zu-

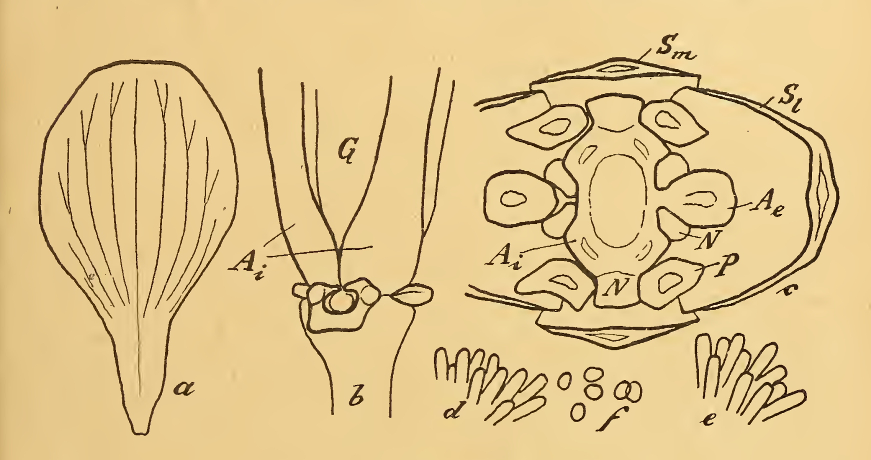


Abb. 30. *Cardamine pratensis.*

a Gerade gestrecktes Kronblatt zu Beginn der Anthese; rechts grenzt das benachbarte kürzere, links ein längeres Staubblatt an. Länge ca. 11 mm. *b* Unterer Teil des Stempels und der Staubblätter mit Nektarium, 1906. *c* Querschnitt durch den Blütengrund, rechts etwas tiefer geschnitten, 1906. *d* Narbenpapillen um die Mitte der Ep. V, *e* in der Mitte der Anthese, *f* Pollenkörner. *d—e* sind im gleichen Größenverhältnis und nach Material von 1911 gezeichnet.

sammenschiebung der Wurzeln der inneren Staubblätter gegen die Medianachse m der Blüte (vgl. S. 65).

Die Achsen a der Petalenwurzeln sind jedoch wegen der starken medianen Drüsen nicht so weit aus der Diagonalstellung d abgelenkt, wie bei Kreuzblütlern ohne Mediandrüsen. Diese Korrelation wurde im Schlußteil von Prinz. etc. nicht genügend betont. Sie wird ersichtlich aus dem Vergleich unserer Abbildung 30c oder von Abb. 42 im Prinz. etc. mit stark gehobenen Blüten, z. B. mit unserer Abb. 5b oben oder mit Abb. 16 oder 24 in Prinz. etc. — Die Kronblätter sind während der vollen Anthese ziemlich scharf,

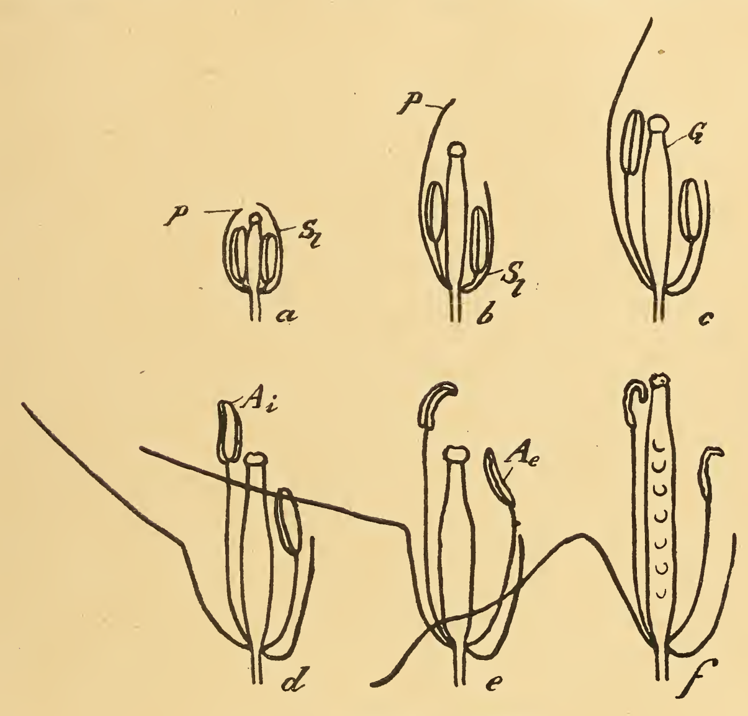
aber nur schwach schief-seitwärts gefaltet, so daß der Kronteller, der Stellung der Petalenwurzeln entsprechend, doch immer noch etwas dorsoventral gestreckt bleibt.

Die Zuwachsverhältnisse der Blütenteile wurden schon eingangs (S. 76 u. f.) besprochen und durch das Diagramm Abb. 17 wiedergegeben. Einige Stadien aus der Entwickelungsgeschichte der Blüte zeigt die nebenstehende Abb. 17. — Die Beutel der inneren Staubblätter sind schon vor dem Öffnen bis zur 1. || -Stellung, oft auch schon etwas darüber, abgedreht. Während der Entfaltung der Petala geht diese Drehung weiter bis zur ⊥ - Stellung der Beutel. Nachher wird sie meist noch langsam fortgesetzt. Zuletzt standen diese Antheren in den 1906 und 1908 beobachteten Blüten in der ⊥ - Stellung, selten in der 2. || -Stellung, in den Exemplaren von 1911 in der 2. || -Stellung, in denen von 1912 und 1916 meist in der Extrors-Stellung. Es sei nochmals daran erinnert, daß die in C. C. S. beschriebenen Pflanzen, im Jahre 1900 in verschiedenen Obstgärten in Zürich gewachsen, Drehungen bis zur Extrors-Stellung aufgewiesen hatten. Die in C. C. S. beschriebenen Rückdrehungen am Ende der Anthese (vgl. C. C. S., Tafelerklärungen) wurden auch an dem Material von 1912 in einigen Blüten, an den übrigen Standorten aber nicht beobachtet. Alles in allem bestehen also im Grade der sekundären Staubblattdrehungen sehr bedeutende lokale Unterschiede.

Bei *Cardamine pratensis* fielen mir (C. C. S., S. 9) die Staubblattdrehungen der Cruciferen zum ersten Mal auf. Sie wurden damals ökologisch erklärt: als Vorrichtungen zur Verhinderung der Autogamie am Anfang und zur Herbeiführung derselben am Ende der Anthese. Da *Cardamine pratensis* selbststeril ist [Hildebrand (43); Jost (47) lag eine vollständig sterile, also auch mit fremdem Pollen keine Früchte ansetzende Rasse vor; vgl. auch Correns (10)], so fallen diese Erklärungen größtenteils dahin. Die Normal-Stellung der inneren Staubblätter kann zwar nach wie vor einen ökologischen Wert besitzen, indem dadurch die stäubenden Innenseiten der Antheren dieser Staubblätter vor die beiden dem Insekt als Blüteneingänge dienenden Beutelhöhlen gestellt werden. Aber die Bedeutung eines Autogamieschutzes kommt dieser Erscheinung nicht zu, ebensowenig wie das Zurückbiegen der oberen Teile der um 180° abgedrehten Antheren dieser Staubblätter am Ende der Blütezeit (Abb. 31 f) umgekehrt eine Vorrichtung zur Herbeiführung der Autogamie darstellt. Dieses Beispiel zeigt deutlich, wie gefährlich die ökologische Betrachtung in der Blütenbiologie ist.

Die inneren Stamina beginnen unmittelbar nach dem Öffnen, die äußeren immer erst etwas später zu stäuben. — Die Narbenpapillen sind mit der Lupe schon am Anfang der Epoche V deutlich zu sehen. Um die Mitte dieser Epoche erreichen sie die in Abb. 30 d wiedergegebene relative Größe. Aufgestrichene Pollenkörner bleiben um diese Zeit ebenso fest an der Narbe haften wie später und die Papillen verlängern sich auch später nur noch sehr wenig (Abb. 30 e). — Die im Diagramm (Abb. 17) punktiert dar-

gestellte Nachstreckung des Stempels beobachtete ich 1912 in der Mehrzahl, 1916 in fast allen Blüten, 1911 schien sie nur in der Hälfte der untersuchten Blüten vorzukommen. 1906 und 1908 kamen ebenfalls Blüten mit Nachstreckung und solche ohne diese vor, doch wurden damals über die relative Häufigkeit beider keine Beobachtungen gemacht. — 1916 wurden Beziehungen zwischen Nachstreckung und Überleben der Narbe beachtet. Am zahlreichsten waren die Blüten mit früh welkender Narbe und nachstreckendem Stempel, weniger häufig solche, in denen umgekehrt die Narbe überlebte, der Stempel aber sich später nicht mehr



Ab. 31. *Cardamine pratensis.*
Relative Länge und Stellung der Blütenteile in den in Abb. 17 (S. 77) mit *a—f* bezeichneten Zeiten, halbschematisch.

verlängerte, am spärlichsten Blüten mit beiden Merkmalen der Postanthese (Epoche VII).

Am 23. und 24. April 1916 wurden in Gundorf einige Beobachtungen über Witterungseinflüsse gemacht, die Interesse verdienen. Es herrschte sehr trübes Wetter, jedoch ohne stärkere Regenfälle. Die Blüten, die am 23. morgens ca. 9 Uhr sich zu öffnen begonnen hatten, verharrten, wenn die Kronspitzen oben kaum 1 mm auseinandergewichen waren, in diesem Zustande, nicht nur das Entfalten, sondern auch das weitere Wachstum der Petala wurde sistiert. Die Wachstumsverhältnisse der inneren

Blütenteile und die Drehungen der Stamina wurden jedoch dadurch nicht beeinflußt, ebenso nicht die Zeit der Narbenreife. Nur das Stäuben, das bei gutem Wetter vormittags gegen 10 Uhr begann, setzte jetzt innerhalb der fast geschlossenen Blütenkrone erst am nachmittag oder am folgenden Morgen ein. — Die Blütenstiele, die sich sonst mit beginnender Anthese seitwärts bis schief-aufwärts richten, bleiben bei Regenwetter schief-abwärts geneigt. — Auf die an *Cardamine pratensis* ausgeführten Experimente über Abhängigkeit der Blühvorgänge von den Umgebungsbedingungen kommen wir unten (S. 153) zurück, über Bodeneinflüsse vgl. S. 146.

Einmal, nämlich im April 1912, fand ich am „Pfannenstiel" oberhalb Meilen am Zürichsee unter zahlreichen normalen Stöcken von *Cardamine pratensis* eine kleinere Zahl mit sehr kurzen Griffeln. Sämtliche Blüten der betreffenden Stöcke zeigten diese Erscheinung;

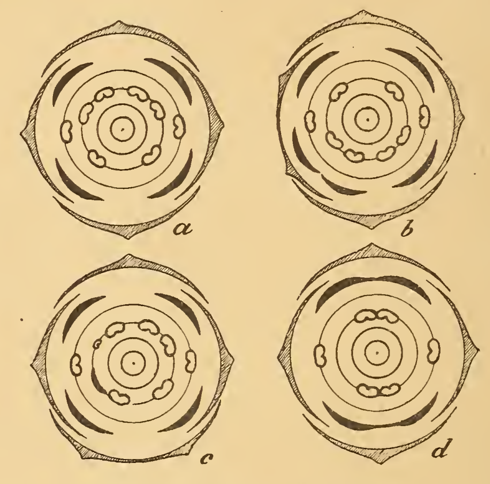


Abb. 32. *Cardamine pratensis.*
Diagramme an häufigsten Blütenmonstrositäten.

irgend eine Beziehung zur Beschaffenheit des Bodens war nicht erkenntlich, da die Stöcke ziemlich gleichmäßig unter die anderen eingesprengt waren. Hier liegt also offenbar eine erblich fixierte Erscheinung vor.

Kultivierte Stöcke neigen im allgemeinen sehr zu Monstrositäten (vgl. Penzig (72), S. 248 und 249): Füllungen, Verwachsungen und Vergrünungen. Füllungen fand ich Ende April 1905 im botanischen Garten in Zürich. Goebel fand in der Umgebung Münchens durch Mutation entstandene Stöcke mit gefüllten unfruchtbaren Blüten. Hildebrand beobachtete Metamorphose der Petala in Staubblättern und gab (42 und 44) einige Mitteilungen über die Vererbbarkeit dieser Erscheinung. Aber auch wild wachsende Pflanzen zeigen gelegentlich Monstrositäten. So beobachtete ich Ende April 1911 in einer Wiese in Zürich V einen Stock mit sehr reich verzweigten Infloreszenzen, die zu innerst

ausschließlich, weiter außen größtenteils monströse Blüten hatten. Die Kronblätter dieser Blüten waren zu schmalen, blaß gefärbten Schüppchen reduziert, die meist kaum die Länge der Staubblätter erreichten, trotzdem auch diese etwas kürzer waren als in normalen Blüten. Die Kronblätter und namentlich die Stamina waren oft verdoppelt, seltener verwachsen. Auch die Sepala waren hie und da verdoppelt. Am häufigsten fand ich die in Abb. 32 wiedergegebenen Diagramme. Die Staubblätter dieser Blüten hatten normale Antheren. Alle diese Monstrositäten kamen an ein und demselben Stocke vor! Die Umbildungen waren fast immer auf der einen Seite, entweder vorne oder hinten, oder rechts oder links, stärker als auf der anderen, die oft gar nicht betroffen war. Auf der nicht oder nur schwach betroffenen Seite fand sich ein wohlentwickeltes vollständiges Nektarium, wo dagegen sehr viele Staubblätter entwickelt waren, fanden sich meist gar keine Drüsen mehr. — Der Stock wurde in den Garten verpflanzt

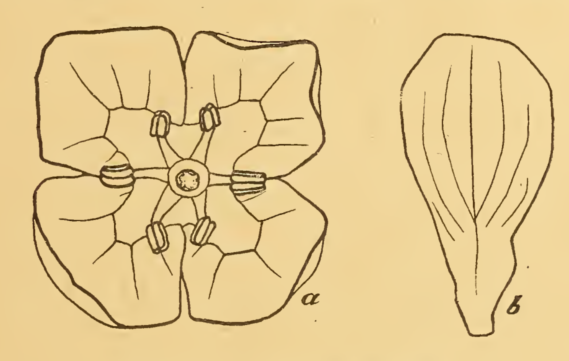


Abb. 33. *Cardamine silvatica.*
a Blüte von oben (Durchmesser ca. 5 mm), *b* Kronblatt (Länge ca 6 mm).

und zeigte um dieselbe Zeit des folgenden Jahres dieselben Monstrositäten, im Wesentlichen auch in demselben Ausbildungsgrade. Über Heterostylie und Standortrassen finden sich weiter unten (S. 130 u. 151) einige Angaben.

21. *Cardamine silvatica* Link. Im Mai 1903 in Malach bei Barmen untersucht. — Die Kelchsäcke (4.—5. Grades) sind nur zur Hälfte echt. Die 6—7 mm langen Petalen sind weiß und mit scharf hervortretenden Adern versehen. Der nur undeutlich von der Platte abgesetzte kurze Nagel (Abb. 33 b) ist auf der dem benachbarten kleineren Staubblatt zugewendeten Seite etwas ausgebuchtet und nach außen umgekrempelt. Die Kronblätter sind gewöhnlich nur wenig geöffnet, d. h. nicht scharf umgefaltet. Der Kronteller ist in diesem Zustande strahlig-kreuzförmig (Abb. 33a) und hat einen Durchmesser von 6—7 mm. Bei hellem Sonnenschein falten sich die Petala schärfer um und zwar schief-seitwärts, so daß der Kronteller nun transversal gestreckt wird. Die Nägel zeigen in ihrem oberen Teil einen sehr stark nach außen gekrümmten Querschnitt, so daß die in Abb. 32 a dargestellte eigenartige

quadratisch-geschweifte Kronöffnung zustande kommt. Die Blüte hat also nicht, wie die meisten Cruciferen, zwei, sondern vier Blüteneingänge.

Die seitlichen Staubblätter sind sehr kurz: in den älteren Knospen erreichen sie den unteren Rand der Beutel der vier längeren Stamina schon nicht mehr. Die vier letztgenannten Staubblätter zeigen primäre Drehungen zur 1. || -Stellung und nach dem Öffnen der Blüte erneute starke Filamentstreckung, verbunden mit sekundärer Drehung der Beutel bis zur ⊥ - Stellung oder sogar bis zur 2. || -Stellung.

Halbringförmige exandrische Lateraldrüsen, durch sehr feine, nicht sezernierende Drüsenstreifen, die um die Wurzeln der längeren Stamina außen herumgreifen zu einem ringförmigen Nektarium verbunden.

Der Narbenkopf ist schon in der Knospe stark entwickelt, wird jedoch erst nachdem die Blüte sich geöffnet hat und die inneren Antheren zu stäuben begonnen haben, empfängnisfähig. Die Blüte ist also anfangs schwach protandrisch. Unmittelbar vor dem Öffnen überragt der Stempel die inneren Staubblätter noch ganz wenig. Während der Anthese überragen umgekehrt diese den Stempel um mehr als eine Antherenlänge. Ziemlich frühzeitig einsetzende Nachstreckung, durch welche die Narbe wieder über die längeren Staubblätter hinausgehoben wird. Am Schlusse überdauern die Staubblätter, wenigstens die beiden äußeren, die Narbe etwas; überlebende Narben wurden nicht beobachtet.

22. *Cardamine trifolia* L. C. C. S., S. 10 und 11. — Weitere Beobachtungen im Frühling 1903 an kultivierten Stöcken im Beobachtungsgarten der Realschule Schwelm in Westfalen: Stark dorsoventral gestreckter Kronteller mit etwas asymmetrischen Platten. Exandrische Drüsen größer als in C. C. S., aber immer noch kleiner als die medianen. Narbe schon in der Knospe reif, Stäuben beginnt erst kurze Zeit nach dem Öffnen. Staubblattdrehung nur bis zur 1. || -Stellung. Der Stempel besaß während der ganzen Anthese die Länge der vier inneren Staubblätter. Autogamie wurde trotzdem und trotz stärksten Regenwetters nicht beobachtet. — Die in C. C. S. beschriebenen Pflanzen wurden Ende Mai 1905 bei kaltem Regenwetter neuerdings untersucht: Kronteller etwas stärker dorsoventral gestreckt, als in C. C. S. angegeben. Blüten vor Beginn der Anthese wie die Schwelmer schwach protogyn.

Nach O. E. Schultz (82) sind die in der Infloreszenz nach außen gewandten Petala größer als die hinteren, inneren (vgl. *Iberis sempervirens*, S. 115). Dieser Autor gibt ferner Staubblattanhänge am Grunde der Antheren und variabeln Drüsenbau an.

23. *Cardamine hirsuta* L. Im April und Mai in der Umgebung der „Kreuzkirche“ in Zürich V und im „Mönchhof“ bei Zürich, Ende April 1909 beim „Sonnenberg“-Zürich V, Mitte April 1911 beim „Rigiblick“ in Zürich IV, und im April 1912 oberhalb „Aebleten“-Meilen am Zürichsee untersucht.

In systematischen Werken und Floren wird häufig auf das Fehlen der äußeren Staubblätter hingewiesen. In Thomé's Flora von Deutschland (S. 149) heißt es: „Blüten in der Regel dadurch viermännig, daß die kürzeren Staubfäden zu Drüsen umgebildet sind.“ Das stimmt nun nicht: der Drüsenapparat der viermännigen Blüten ist zwar naturgemäß anders gebaut als derjenige der sechsmännigen (Abb. 34), aber die große laterale Drüse der ersteren ist zweifellos nicht ein umgebildetes Staubblatt, sondern durch Zusammenfließen der beiden großen amphiandrischen Drüsenkomplexe der sechsmännigen Blüte entstanden und stellt, wie alle Drüsen der Cruciferen, nichts anderes als eine Emergenz des Blütenbodens dar. Daß sich solche Emergenzen zu beiden Seiten der viermännigen Blüten besonders mächtig entwickeln, kommt daher, weil hier mehr freier Raum auf dem Blütenboden vorhanden ist, entspricht also unseren Grundsätzen (Prinz. etc., S. 149, 153 u. f.). Es

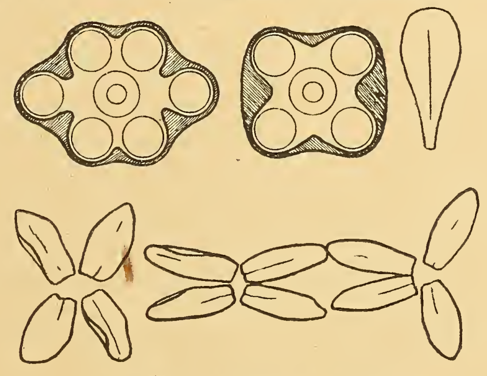


Abb. 34. *Cardamine hirsuta.*
Oben: Bauplan des Nektariums einer sechsmännigen und einer viermännigen Blüte. Kronblatt (Länge ca. 3 mm). Unten: Kronteller einer sechsmännigen, einer vier- und einer fünfmännigen Blüte; in der letzteren fehlt das äußere Staubblatt links.

finden sich auch niemals Übergangsbildungen zwischen Staubblättern und Drüsen.

Bei der Kreuzkirche fand ich ausschließlich viermännige Blüten, ebenso beim Sonnenberg und bei Meilen. In den Sonnenberg-Blüten waren die vier Stamina stark verkümmert, erreichten jedenfalls während der ganzen Anthere die Länge des Stempels nie. In Meilen fanden sich noch vereinzelte Stöcke mit fünfmännigen, d. h. solchen, in denen nur eines der beiden äußeren Staubblätter fehlte. Im Mönchhof und beim Rigiblick waren die Pflanzen sechsmännig, nur eine kleinere Zahl fünfmännig.

Keine Kelchsäcke. — Die kleinen dreieckigen Mediandrüsen der sechsmännigen Blüten (Abb. 34) sind durch feine Brücken mit den größeren amphiandrischen verbunden; letztere entsenden feine Fortsätze auch um das seitliche Staubblatt herum, die mit einander in Verbindung treten, so daß ein ringförmiges, beinahe vollständiges Nektarium entsteht. Bei den Mönchhof-Pflanzen

fehlten die letzteren Verbindungen, bei dem Material von der Kreuzkirche kamen keine Mediandrüsen vor. — In den fünfmännigen Blüten entspricht auch das Nektarium auf der einen Seite der ersten, auf der anderen der zweiten Figur von Abb. 34.

Die Krone ist nur bei direkter Besonnung weit geöffnet. Der Kronteller hat dann einen Durchmesser von 4 mm. Er ist in sechsmännigen Blüten dorsoventral gestreckt, in viermännigen stark transversal und zwar letzteres nicht infolge einer schiefen Faltung, sondern infolge der Stellung der Querschnittsachsen a der Petalenwurzeln. In fünfmännigen Blüten ist die eine Hälfte dorsoventral, die anderen transversal gestreckt (Abb. 34). Damit sind die in Prinz. etc. dargestellten Beziehungen zwischen Kron- und Staubblattwurzeln und die mechanischen Korrelationen zwischen der Gestalt des Krontellers und dem seitlichen Staubblatt (s. oben, S. 68) neuerdings bewiesen. — Die Petalen besitzen ziemlich schlanke, von den Platten jedoch nicht scharf abgesetzte Nägel, ungefähr wie diejenigen von *Arabis albida* (Abb. 16b, S. 73).

Die Narbe steht am Anfang der Anthese am Grunde, später am Oberende der Beutel der inneren Stamina. Nur in den Sonnenberg-Blüten sind die Staubgefäße, wie oben bereits bemerkt, erheblich kürzer. — Die Blüten sind, wie ebenfalls bereits angedeutet wurde, sehr wetterempfindlich: sobald der Himmel sich bewölkt, werden die Petala im Wachstum gehemmt und bleiben schief-aufrecht stehen, oft beinahe geschlossen. Auch die Stamina bleiben dann aufrecht oder zusammengeneigt stehen, so daß die Beutel der inneren der Narbe dicht anliegen und große Haufen Pollen auf sie ablagern. — In den Sonnenberg-Blüten kamen auffallenderweise ganz schwache Staubblattdrehungen vor. — Die Narbe wird kurz vor dem Öffnen empfängnisfähig, das Stäuben beginnt unmittelbar nach dem Öffnen. Nur bei der Kreuzkirche fand ich vereinzelt überlebende Narben. — Reicher Fruchtansatz, selbst an Stöcken, deren Blüten wegen Regenwetter immer halb geschlossen blieben.

24. *Cardamine amara* L. var. *cymbalaria* Beauv. Unterscheidet sich nach Beauverd (3, S. 301 und 302) von *C. amara* L. namentlich durch kleinere Petala und größere Kelche, durch weit über die Krone vorragende Staubblätter und größere, stark vorspringende Drüsen.

25. *Dentari adigitata* L. (*Cardamine digitata*. O. E. Schultz.) Nach Kirchner (50, S. 365—67): Die Narbe ist beim Aufgehen der Blüte bereits entwickelt, während die Antheren sich erst öffnen, wenn die Krone sich völlig ausgebreitet hat und zwar diejenigen der äußeren wie immer später als die der inneren Staubblätter. Die 5 mm weite Kronöffnung wird durch Narbe und Antheren fast ganz verschlossen. „Auch nach dem Aufspringen bleiben die pollenbedeckten Seiten aller Antheren nach innen gewendet, doch drehen die vier oberen sich später mit ihren geöffneten Seiten etwas gegeneinander und nach oben.“ Die inneren Staubblätter haben dieselbe Länge wie das Pistill, und ihre

Antheren befinden sich in unmittelbarer Nähe der Narbe, so daß regelmäßig spontane Autogamie stattfindet.

Zwei hufeisenförmige exandrische Lateraldrüsen. Sie entsprechen der Abbildung Velenovsky's (Taf. I, Abb. 31), während sie nach Hildebrand (41, Taf. I, Abb. 3) keiner sind und nicht stark sezernieren. Auch O. E. Schultz (82) gibt zwei halbkreisförmige exandrische Lateraldrüsen an, deren Form variabal sei.

Die vorstehenden Angaben beziehen sich auf Freilandbeobachtungen, die Kirchner im Juni 1898 am Monte Baldo ausgeführt hatte. An Exemplaren, die im botanischen Garten in Hohenheim kultiviert worden waren, fand er größere und lebhafter gefärbte Blüten: Kelchblätter 9 statt 7, Kronblätter 25 statt 19 mm lang, Breite der Platten 12 statt 10, Länge der Nägel 10 statt 7 mm, Blütendurchmesser 35 statt 26 mm. Exandrische Drüsen wie bei den vorigen, jedoch mit Transversalfurchen und dünnen Fortsätzen, die der Basis der längeren Stamina entlang laufen. Schwacher feiner Duft.

Ich fand im April 1905 im botanischen Garten in Zürich 8—9 mm lange Kelche mit sehr kleinen, größtenteils echten Säcken, und 22 mm lange hellviolette Kronblätter ohne deutlich abgesetzte Nägel. Trotz des kalten Regenwetters war die Krone durch mäßig scharfes Falten der Petalen normal geöffnet, Durchmesser des Krontellers 18—20 mm. Die inneren Staubblätter überragen während der Anthese, 18—12 mm lang, auch mit dem unteren Rand ihrer Beutel die Narbe, die Antheren der äußeren Stamina dagegen stehen mit ihrer Mitte auf der Höhe der Narbe und sind so wenig gespreizt, daß Berührungen oft vorkommen. Staubblattdrehungen kaum bis zur 1. ‖-Stellung.

26. *Dentaria bulbifera* L. (*Cardamine bulbifera* Crantz.) Schon Hildebrand gibt (41, Taf. I, Abb. 19) außer den zwei exandrischen Lateraldrüsen noch zwei rudimentäre mediane an. Nach Velenovsky (Taf. I, Abb. 36 und 37) sind alle diese Drüsen durch schmale Brücken zu einem ringförmigen Nektarium vereinigt. Kirchner fand (50, S. 367 und 368) im Mai 1891 bei Urach auf der schwäbischen Alb ein ähnliches Nektarium wie Hildebrand.

Nach Kirchner ist die Narbe schon beim Aufgehen der Petala entwickelt und das Stäuben der inneren Stamina beginnt im Moment des Öffnens. Die Beutel der inneren Staubblätter „stehen reichlich um 2 mm höher als die Narbe und befinden sich im Blüteneingange; sie wenden ihre aufgesprungenen Seiten anfangs nach innen, behalten aber nicht, wie Hildebrand angibt, diese Stellung bei, sondern kippen allmählich in eine horizontale Lage um, wobei die mit Pollen bedeckte Seite nach oben dargeboten wird.“ Also offenbar bloß Zurückbiegen der Antheren im Verlaufe des Entleerens und Welkens, wie wir es mehrfach kennen gelernt haben, aber keine Drehungen. „Blüten, in denen die Antheren der zwei kurzen Staubblätter vollständig fehlgeschlagen sind, was Hildebrand beobachtete, fand ich nicht, vielmehr sind die Antheren der kurzen Staubblätter wohlentwickelt und stehen

auf der Höhe der Narbe, aber von ihr entfernt.“ Autogamie nicht ausgeschlossen; *Dentaria bulbifera* fruktifiziert aber nach Kerner (48, S. 415, vgl. auch Knuth's Handb. I, S. 42) nicht, wenn die Blüten keinen Insektenbesuch erhalten.

Schwache Kelchsäcke, Länge der Sepala 5 mm. Krondurchmesser ca. 20 mm. Hellila gefärbte Platten, flach ausgebreitet. Schwacher angenehmer Duft. Offenbar schwach besucht und auch geringer Fruchtansatz.

27. *Arabis albida* Stev. Arab. S. 20–22. — Die Blüten dieser Art wurden, wie oben (S. 71 u. 72) erwähnt, in den Jahren 1915 und 1916 an Leipziger Gartenexemplaren untersucht.

Die Zuwachsverhältnisse der Blütenteile wurden oben bereits beschrieben. Unsere Abbildung 35 bildet nun die Fortsetzung der oben gegebenen Abb. 15, welche die ersten Ent-

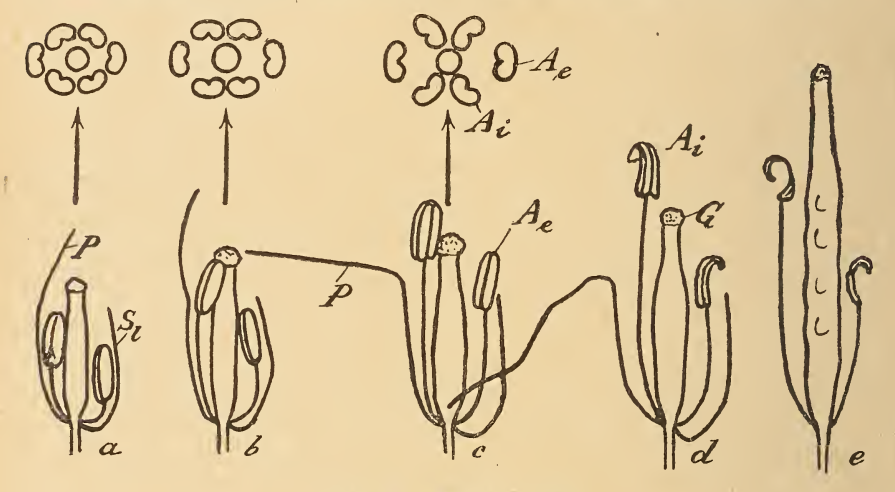


Abb. 35. *Arabis albida.*
Zuwachs und Stellung der Blütenteile (Fortsetzung von Abb. 15, S. 73).
a Mitte Ep. V, *b* Ende Ep. V, *c* Mitte Ep. VI, *d* Ende Ep. VI,
e Ende Ep. VII (mit Nachstreckung). Halbschematisch.

wickelungsstadien darstellte. Zur Ergänzung sei bemerkt, daß die Beutel der inneren Staubblätter unmittelbar vor dem Entfalten der Krone entweder ganz oder beinahe bis zur 1. ‖-Stellung abgedreht und gleichzeitig etwas vornüber gedrückt werden. Während des Öffnens und unmittelbar nach demselben wird dann diese Drehung sehr rasch bis zur ⊥-Stellung fortgesetzt, worauf das Stäuben beginnt. Am Anfang der Epoche III kamen manchmal Rückdrehungen bis zur 1. ‖-Stellung vor.

Die Narbenpapillen sind, wie schon die Beobachtung von bloßem Auge zeigt, schon gegen Ende der Epoche V entwickelt. Bei der Untersuchung mit stärkerer Vergrößerung fiel mir jedoch auf, daß aufgestrichene Pollenkörner um diese Zeit noch nicht an der Narbe haften bleiben. Die mikroskopische Untersuchung ergab dann, daß Papillen zwar um diese Zeit vorhanden sind, aber erst

ganz kurze rundliche Höcker darstellen. Auch nach dem Entfalten der Krone zeigt sie noch ungefähr dieses Bild. Erst wenn die inneren Stamina schon stark stäuben, verlängern sie sich und erst dann bleiben auch aufgestrichene Pollenkörner an ihnen haften. Die untersuchten Blüten waren also trotz frühzeitiger Anlage der Papillen physiologisch protandrisch.

Auf die Erscheinungen der Postanthese, über die eingangs (S. 75) bereits berichtet wurde, kommen wir später (S. 142) zurück. Das Endergebnis der Nachstreckung des Stempels ist in Abb. 35e dargestellt. — Geitonogamie durch Übertragung zusammenhängender Pollenmassen wurde namentlich bei feuchtem Wetter wiederholt beobachtet.

In den letzten Blüten der 1916 untersuchten Stöcke hatten die inneren Staubblätter beim Öffnen den Stempel noch nicht erreicht; sämtliche Stamina blieben hier auch später auffallend kurz. Diese Letztlingsblüten waren erheblich kleiner, als die früheren.

Im Mai 1912 beobachtete ich in einem Garten in Zürich V an vereinzelten Stücken sehr kurze Stempel. Dieselben überragten den Kelch während der ganzen Anthese nur wenig und erreichten nicht einmal das untere Ende der Beutel der beiden seitlichen, kürzeren Staubblätter. Es lagen nicht Letztlingsblüten vor, die Stöcke zeigten ein normales kräftiges Aussehen und die beschriebene Abänderung kam in allen Blüten dieser Stöcke vor.

28. *Arabis alpina* L. Der in Arab. S. 17 erwähnte, in den Garten verpflanzte Stock, zeigte auch im folgenden Jahre 1912 noch genau denselben Drüsenbau wie am ursprünglichen Standort. Dagegen ergab ein Vergleich mit den früher (1909) aufgenommenen Zeichnungen, daß die Fortpflanzungsorgane, namentlich die Stempel, offenbar infolge der besseren Ernährung, länger und kräftiger geworden waren.

29. *Arabis arenosa* Scop. (*Cardamine arenosa* Roth.) Die in Arab. S. 23 und 24 beschriebenen, im April 1905 bei sehr kaltem Regenwetter untersuchten Blüten zeigten schon in sehr jungen Knospen reife Narben. Die Antheren brachen erst längere Zeit nach dem Öffnen auf. Petala und Stamina blieben zusammengeneigt, so daß in allen Blüten Pollen aus den längeren Staubblättern auf die Narbe entleert wurden. — Kirchner hat (50) Blütenduft und ziemlich reichlichen Insektenbesuch festgestellt.

30. *Arabis coerulea* (All.) Haenke. Arab. S. 22 und 23. — Stäger beobachtete (105, S. 296 und 297) diese Art anfangs August 1910 bei kaltem Regenwetter am Gratschluchtgletscher im Furkagebiet, 2500 m ü. M. Er fand die Petala lila wie beim Flieder, an den Rändern fast zu weiß verblaßt, 5 mm lang und $1^1/_2$ mm breit, später bis löffelförmig, die Sepala 3 mm lang und 1 mm breit, die Filamente der Staubblätter am Grunde verdickt. Die sämtlichen Stamina überragten die Narbe, brachten aber die Antheren infolge der Krümmung der Filamente doch mit ihr in

Kontakt. Der sehr kurzen Protogynie folgte Autogamie. Selten fast geschlossene und ganz geschlossene Blüten, „in welchen die Narbe reif war und sämtliche sechs Antheren sich stäubend an die Narbe schmiegten (Pseudokleistogamie)“.

31. *Arabis verna* (L.) R. Br. Ende April 1906 fand Fritsch (19, S. 6 und 7) die Blüten dieser Art violett, ähnlich denen der Gebirgsformen von *Cardamine pratensis,* jedoch mehr ins Blaue spielend. „Antheren der längeren Staubblätter unmittelbar an der Narbe, so daß Selbstbestäubung sehr leicht eintreten kann.“ (Vgl. auch Kerner, 48, S. 304) Die Filamente der kürzeren Staubblätter besitzen einen nach innen gerichteten Zahn, diejenigen der längeren ziemlich breite Leisten, ähnlich denen von *Aubrietia* (Prinz. etc. S. 132 u. f.); Filamentleisten kommen nach Arab. resp. auch bei *Arabis hirsuta* und *procurrens* vor. Nur zwei exandrische halbmondförmige Drüsen. Es konnte kein Insektenbesuch wahrgenommen werden.

Heliophila. Diese Gattung besitzt an den Kronwurzeln und an den seitlichen Staubblättern interessante blattartige Fortsätze. Diejenigen der Petalen erinnern an die (Prinz. etc. S. 75 u. f.) bei *Biscutella laevigata* beschriebenen, die der Filamente unterscheiden sich von den meisten der von mir in C. C. S. und Prinz. etc. beschriebenen dadurch, daß sie auf der Außenseite des Filamentes stehen und ihre Fläche nicht in der Transversalachse der Blüte, sondern senkrecht zu dieser, also parallel der Medianachse ausbreiten. G. Beauverd hat diesen Anhängen eine sehr beachtenswerte kleine Arbeit gewidmet (5). Ihm fällt die eigenartige Lagebeziehung zwischen den Anhängen der Kronnägel und denen der seitlichen Filamente auf, Erscheinungen, auf die ja bereits in C. C. S. (S. 36) hingewiesen wurde und die später in Prinz. etc. (S. 15 u. f.) mechanisch gedeutet wurden. Beauverd erklärt diese Erscheinungen, ähnlich wie ich dies in C. C. S. noch tat, rein ökologisch: er faßt (S. 129) diese Schuppen als Nektardecke auf, dazu „bestimmt“, dem Insektenrüssel denjenigen Weg zum Nektar aufzuzwingen, der an den stäubender Antheren vorbeiführt. Abbildung 36 zeigt nach Beauverd die Ausbildung dieser Organe bei

32. *H. mafubensis* Beauv., einer Crucifere der Flora Ost-Griqualands. Das relative Längenverhältnis von Stempel und Staubblättern schwankt, wie Beauverd hier beiläufig bemerkt, bei der Gattung *Heliophila* von Art zu Art: oft überragen die inneren Staubblätter die Narbe, in anderen Fällen sind sie gleich lang oder kürzer als der Stempel. Zwei exandrische Lateraldrüsen (Abb. 36 a).

Es sei hier noch die Speziesdiagnose dieser von Beauverd zum ersten Mal beschriebenen Art, soweit sie die Blütenorgane betrifft, wiedergegeben. Sie findet sich in einer anderen Arbeit des Autors (4) und lautet: Flores $\pm$ 20 mm diam., læte lilacei, medio ochroleuco maculati; sepala oblonga (superf. = 12 $\times$ 3 mm) apice obtusa subtridentata, margine $\pm$ membranaceo-hyalina, basi $\pm$ $1\,^3/_4$ mm lata, subgibbosa; petala ovata-rotundata (superficie = $11\,^1/_2$ $\times$ 9 mm), basi attenuata intus squamella fim-

briata ± 1 $^1/_2$ mm lg. aucta; staminum filamenta 2 exteriora ± 4$^1/_2$ mm lg., basi squamellata, 4 interiora glabris ± 5 $^1/_2$ mm lg. basi nuda; antherae ± 3 mm lg. stylum superantes; nectaria 2 scutiformia ± 1 mm lata, basi filamentorum exteriorum inserta; ovarium . . . ± 4$^1/_2$ mm lg. (cum stylo stigmateque ± 1 $^1/_4$ mm lg.).

33. *H. amplexicaulis* L. besitzt, wie Beauverd in der zuerst genannten Publikation (5) mitteilt, große, stark nach außen umgelegte Anhänge an den äußeren Staubblättern, während die Kronblattanhänge, wie bei der vorigen Art nur an dem gegen das benachbarte kleinere Staubblatt gerichteten Nagelrand entwickelt, schwach ausgebildet sind.

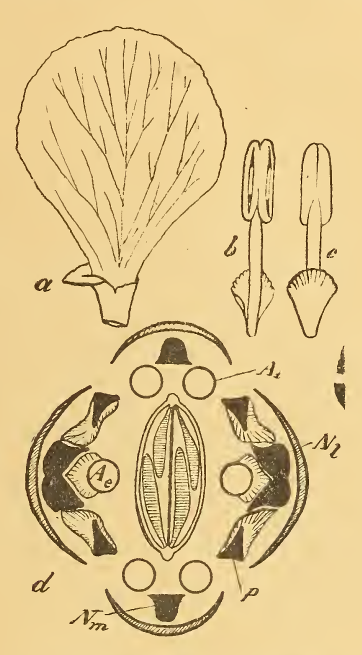


Abb. 36. *Heliophila mafubensis.*
a Kronblatt von innen (links grenzt ein seitliches Staubblatt an), *b* seitliches Staubblatt von innen, *c* dasselbe von außen, *d* Diagramm (Kronblätter und Drüsen schwarz, Anhänge der Kronblätter und der seitlichen Stamina schraffiert). Nach G. Beauverd.

34. *H. cornuta* Sonder. besitzt nach derselben Quelle (5) lanzettliche Anhänge am Grunde der seitlichen Filamente. Die Kronblattanhänge bilden hier gekielte, am Rande gekerbte Schuppen und nehmen nur die untere Hälfte des Nagels ein.

35. *H. linearis* D. C. Nach derselben Quelle: Kronblattanhänge wie bei *H. amplexicaulis,* Staubblattanhänge ganz am Grunde der äußeren Filamente entspringend.

36. *H. rigidiuscula* Sonder. Bei dieser Art bestehen nach ders. Quelle die Kronblattanhänge aus je zwei kleinen Schüppchen,

während die Fortsätze der äußeren Staubblätter schildförmig ausgebreitet sind und wie bei der vorigen Art ganz unten am Grunde der Filamente sitzen.

37. *H. squammata* Schlechter. Nach ders. Quelle gleichen die Kronschuppen dieser Art denen von *H. mafubensis*, stehen jedoch etwas weiter unten am Nagel Filamentanhänge ziemlich hoch inseriert. Die vier Drüsen des Nektariums sind miteinander verbunden.

Es folgen nun in der wiederholt zitierten Schrift Beauverd's (5) Angaben über die Kron- und Filamentanhänge einiger weiterer, noch nicht bestimmter Arten des von dem Autor geleiteten Boissier'schen Herbars in Chambésy (Schweiz). Die Leisten sind bei einigen sehr stark entwickelt, bei anderen fehlen die einen oder anderen ganz. Meist sehr geringe oder fehlende Kelchsäcke. Meist nur zwei Lateraldrüsen.

38. *H. subcornuta* Beauv. Zu dieser von ihm erstmalig beschriebenen Art der Flora Ost-Griqualands gibt Beauverd in der anderen, oben ebenfalls bereits erwähnten Arbeit (4) eine Speziesdiagnose. Der die Blüten betreffende Teil derselben lautet: Flores $\pm$ 18 mm diam., læte lilacei; sepala oblonga (superficie $\pm$ 6 $\times$ 1 1/2 mm) apice obtuso-acuminata, margine anguste membranacea, inæqualia: interiora 2 infra apicem cornu incrassati curvato $\pm$ 1/4 mm lg. prædita, basi $\pm$ 2/3 mm lata; exteriora 2 infra apicem cornu destituta vel obscure subgibboso, basi plana 1 mm lata; petala elliptico-rotundata (superfice $\pm$ 9 $\times$ 6 mm) basi attenuata squamella semper destituta staminum filamenta subæquales, $\pm$ 5 mm lg., basi semper nuda (omnia sine squamella!); antheræ $\pm$ 2 1/2 mm lg.; stylum subæquantes; nectaria 4 obsolete obovata; ovarium ... 5 mm lg.; stylus brevis ($\pm$ 1 1/2 mm lg.).

39. *Biscutella laevigata* L. Prinz. etc. S. 75—78. — Bayer führt (2) *Biscutella* als Beispiel einer Gattung mit besonders veränderlichem Drüsenbau an. Dazu bemerkt v. Hayek (38, S. 169): „Ich habe die Honigdrüsen bei zahlreichen Arten und speziell bei *B. laevigata* an zahlreichen Individuen von den verschiedensten Standorten untersucht und habe folgendes gefunden: Konstant finden wir zu beiden Seiten der kurzen Staubblätter je eine wulstförmige Honigdrüse, ferner eine an der Außenseite der langen Staubblattpaare. Das ist für die Gattung fast ausnahmslos konstant. Veränderungen unterworfen ist der Umstand, ob die beiden seitlichen Drüsen getrennt bleiben oder ob sie außen oder innen oder beiderseits miteinander verschmelzen, ob die medianen schmal, lineal oder dreilappig sind; in seltenen Ausnahmefällen können letztere auch ganz abortieren." Also verschiedener Grad der Medianhebung, vgl. damit Prinz. etc. S. 76 u. 77, wo die lateralen Drüsen auch mit den medianen verbunden sind.

Über das Blühen von *Biscutella laevigata* unter wechselnden Witterungseinflüssen hat Verf. schon früher (30) einige Mitteilungen gemacht, die, da sie an einer schwer zugänglichen Stelle erschienen, hier kurz wiederholt seien. Die Pflanze wurde im Juli 1906 während sonnigen Wetters auf feuchtem Geröll an den zum

Val Zavretta abfallenden Südhängen des Piz Uertsch (oberhalb Preda in Graubünden, ca. 2300 m) leicht protogyn blühend vorgefunden. Die Narbe wurde zu Beginn der Anthese über die Beutel der inneren Staubblätter emporgehoben, letztere spreizten stark und drehten sich überdies bis zur ⊥-Stellung, später noch darüber (am Schluß der Anthese kamen Rückdrehungen vor), so daß Autogamie ziemlich sicher ausgeschlossen war. Nach mehrtägigen kalten Gewitterregen zeigten die nunmehr aufgehenden Blüten derselben Stöcke erheblich veränderte Blüten: Der Stempel erreichte die Länge der inneren Stamina nicht mehr und diese zeigten entweder gar keine oder nur sehr geringe Abdrehung gegen die beiden äußeren hin. Die Petala war gerade aufwärts gerichtet und die Staubblätter spreizten nicht, so daß ihre Beutel der Narbe dicht anlagen (vgl. Abb. 37). Endlich waren die Blüten ziemlich genau homogan.

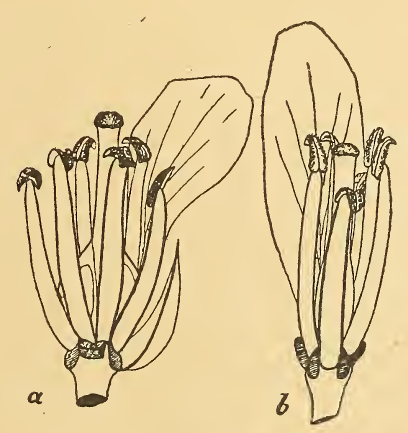


Abb. 37. *Biscutella laevigata.*
a normale, *b* nach mehrtägigem kalten Gewitterregen aufgegangene Blüte.

Stäger hat später (103, 105, S. 292) diese Mitteilungen auf Grund von Beobachtungen bei wechselnder Witterung im Unterwallis, am Walensee und auf der Furka bestätigt. Seine weiteren Mitteilungen (vgl. dort) scheinen mehr lokale Unterschiede als Witterungseinflüsse zu sein.

40. *Capsella bursa pastoris* Moench. (*Thlaspi bursa pastoris* L.) Über die starken lokalen Abänderungen dieser Art wurde in Prinz. etc. S. 78—84 berichtet. — Auch in dem Längenverhältnis und der Reifezeit der Fortpflanzungsorgane zeigen die dort beschriebenen Blüten erhebliche lokale Unterschiede. An allen Standorten waren zwar die Narbenpapillen schon im Verlauf der Epoche V ausgebildet und begann das Stäuben erst etwas nach dem Entfalten der Petala. In Barmen (Ende August 1903), in Preda-Graubünden (Ende Juli 1908) und im Mönchhof bei Zürich (Ende September 1908) überragte jedoch der Stempel am Ende der

Epoche V die Staubblätter etwas, so daß die Krone vom Narbenkopf aufgedrückt wurde, während in Zürich V (Ende 1908) um diese Zeit umgekehrt die inneren Staubblätter den Stempel um eine halbe Antherenlänge überragten. Am Schluß der Anthese waren die inneren Staubblätter an einzelnen Standorten gleich lang, an anderen etwas länger als der Stempel In Preda verharrten die inneren Staubblätter in der 0-Stellung; von den übrigen Standorten liegen hierüber keine Beobachtungen vor. Überlebende Narben wurden nirgends beobachtet. Nur bei ganz sonnigem Wetter gehen die Blüten weit auf, so daß Autogamie kaum mehr möglich ist, sonst war sie stets unvermeidlich. In Preda, wo während kalten Regenwetters beobachtet worden war, legten sich die Kron- und Staubblätter am Ende der Anthese dicht auf die Narbe. Der Fruchtansatz war überall reichlich.

Im Frühjahr 1914 wurde die Pflanze beim Völkerschlachtdenkmal in Leipzig neuerdings untersucht. Reifezeit der Fortpflanzungsorgane wie bei den vorigen. Die Blüten öffneten sich vormittags um 9 Uhr, das Stäuben begann um 10 oder 11 Uhr und war abends um 4 Uhr erledigt. Die inneren Staubblätter überragten den Stempel während dieser ganzen Zeit etwas. Während der darauf folgenden Nacht streckte sich aber der Stempel noch etwas und die Narbe blieb noch während des größeren Teils des folgenden Tages frisch. Hier liegt also offenbar die schon mehrfach erwähnte Nachstreckung vor. Die inneren Staubblätter drehten sich bis zur 1. ‖ -Stellung.

Stäger untersuchte (105, S. 294 und 295) diese Art Ende Juli 1911 oberhalb Meiringen bei ca. 1000 und um dieselbe Zeit des Jahres 1909 auf der Salanfe-Alp im Wallis bei ca. 2000 m Meereshöhe. An beiden Orten schaute der Narbenkopf, ähnlich wie an der Mehrzahl der oben erwähnten Standorte, schon aus einer kleinen Öffnung der Blütenknospe hervor, während die Staubblätter, ganz kurzgestielt und unreif, noch fast auf dem Blütengrunde saßen. In diesem Stadium, das einen Tag andauert, und eigentlich noch zur Epoche V zu rechnen ist, wird die Blüte bereits von Insekten besucht. Am folgenden Tag öffnet sie sich. Nur bei vollem Sonnenschein spreizen jedoch Petalen und Stamina so weit, daß die Beutel 1½ mm von der Narbe entfernt zu stehen kommen. Die inneren Staubgefäße drehen sich dann bis zur ⊥-Stellung. Dieses Stadium dauert bis gegen 5 Uhr, worauf Kron- und Staubblätter wieder nach innen gehen und sich an die noch frische Narbe schmiegen. Bei bedecktem Himmel öffnet sich die Blüte auch an diesem Tag nur wenig und die Antherendrehung unterbleibt, so daß, da die inneren Staubblätter von gleicher Länge sind wie der Stempel, während des ganzen Tages Autogamie eintreten kann. — Hier liegen also offenbar direkte Witterungseinflüsse vor. Weitere Mitteilungen über künstliche Abänderung des Blühens durch Veränderung der Belichtung, der Temperatur und der Luftfeuchtigkeit folgen weiter unten (S. 155).

41. *Hutchinsia alpina* R. Br. (*Lepidium alpinum* L.) Prinz etc. S. 84 und 85. — Stäger konstatierte (105) auf Grund von Be-

obachtungen an drei Unterwalliser Standorten ähnliche lokale Abänderungen wie bei *Thlaspi rotundifolium:*

Auf der Alp Emaney bei ca. 1800 m, Sonnenseite, fand er Mitte Juli 1909 „schwache Protogynie mit langlebigen Narben. Anfangs Fremdbestäubung möglich, da die Narbe zudem um $^1/_2$ mm die Antheren der vier längeren Staubblätter überragt. Später erreichen die stäubenden Antheren der vier längeren Staubblätter die noch empfängliche Narbe und belegen sie. Keine Abdrehung der langen Staubblätter.“

Col de Jorat bei ca. 2200 m, Schattenseite, Ende Juli 1909: „Auch hier ist entschieden noch Protogynie vorhanden, aber die Narbe überragt die vier längeren Staubblätter nicht. Narbe und Antheren liegen in gleicher Ebene und wenn diese zu stäuben beginnen, so entleeren sie den Pollen direkt auf die Narbe, da sie derselben anliegen. Die Allogamie beruht hier nur noch auf dem Moment der Narbenvorreife.“

Auf dem großen St. Bernhard bei ca. 2450 m zur selben Zeit: Dieser Standort übertrifft an Rauheit die beiden vorigen. Homogamie oder sehr schwache Protogynie. Stempel und innere Staubblätter von gleicher Länge, häufig überragen auch die letzteren die Narbe um Antherenlänge. Stets berühren sie sie. „Alles ist von Anfang an auf Autogamie angelegt.“ Oft berühren auch die Antheren der kürzeren Staubblätter. „Mit zunehmender Härte und Rauhigkeit des Klimas wird somit Autogamie ausschließlicher.“ Es ist aber auch hier, ebenso wie bei *Thlaspi rotundifolium* möglich, daß erblich fixierte Lokalrassen vorliegen.

42. *Thlaspi rotundifolium* Gaud. (*Hutchinsia rotundifolia* R. Br., *Lepidium rotundifolium* Reich., *Iberis rotundifolia* L.) Prinz. etc. S. 65—88. — Stäger (103, 104) beobachtete die Blüten dieser Art an fünf verschiedenen Standorten. Die drei ersten liegen in der Umgebung der Dent du Midi im Unterwallis, die beiden letzten im Berner Oberland. An den drei erstgenannten wurde am 21.—24. Juli 1909 beobachtet. Die Ergebnisse sind kurz folgende:

Nordseite des Col d'Emaney (ca. 2400 m) bei kaltem Wetter mit vielen Niederschlägen, zwischen Schneefeldern, auf schmelzwassergetränktem Geröll: Etwas protogyn. Die inneren Staubblätter überragen den Stempel um eine halbe bis eine ganze Antherenlänge. Ihre Beutel liegen schief oder dachförmig direkt auf der Narbe, die sie mit Pollen bestreuen. Keine Drehung. Es kommen überdies kleistogame Blüten vor.

Am Col de Jorat (ca. 2200 m), Südexposition, bei klarem warmem Wetter auf sonnedurchglühtem Kalkgeröll: Ebenfalls protogynisch. Der Stempel überwächst in den meisten Blüten die inneren Staubblätter rasch. Innere Staubblätter bis zur ⊥-Stellung abgedreht und wohl auch gespreizt, so daß Autogamie verhindert.

Am Col de Susanfe (ca. 2200 m) bei vorübergehend hellem, warmem Wetter, Temperatur des Nachts trotzdem häufig auf dem Gefrierpunkt: Die Blüten verhielten sich wie die zuletzt beschriebenen, hatten jedoch etwas kürzere Stempel. Am Ende der

Anthese und bei schlechtem Wetter Autogamie wie bei den zuerst beschriebenen.

Auf dem Gipfel des Faulhorns (2650 m), Ende Juli 1911, bei heißestem Wetter: Reife Narbe durchbricht die Knospe, während die Filamente der unreifen Stamina noch kaum 1 mm lang sind. Dieses Stadium dauert einen Tag. Am folgenden entfaltet sich die Blüte und die inneren Stamina werden um eine halbe bis eine ganze Antherenlänge über die Narbe emporgehoben. Oft wird diese sogar von den beiden kurzen Staubblättern überragt. Alle Antheren neigen sich dachförmig über die Narbe. Keine Drehungen und schwache Spreizung der Stamina.

Am Rohrbachstein (ca. 2900 m), Ende Juli 1912, bei sonnigem Wetter und heftigem Wind, vorher tagelang Regen und Schnee: Auch hier ragt die frühreife Narbe um eine halbe bis eine ganze Antherenlänge über die noch geschlossenen Antheren hinaus. Später wurden die Beutel rasch auf die Höhe der Narbe oder daneben hinaus geschoben. Keine Drehungen, dachförmige Beutelstellung und geringes Spreizen der Staubblätter. Wie bei den vorigen, folgt auch hier einem ersten protogynen ein zweites autogenes Stadium.

Stäger vergleicht seine Beobachtungen untereinander und mit denen von Schulz und mir (C. C. S., 500 m üb. Meer), sowie mit den Angaben auf S. 28 von Kirchner's „Beiträgen“ (49). Letzterer Vergleich fällt dahin, da sich diese Angaben gar nicht auf *Thlaspi rotundifolium,* sondern auf *Th. corymbosum* Gay. beziehen. Aus diesen Vergleichen zieht Stäger den Schluß, „daß bis zu 2200 m über Meer, und dazu bei besonntem Tage, Allogamie durch Abdrehung der vier längeren Staubblätter und Hinauswachsen der Narbe aus dem Bereich der stäubenden Antheren gewährleistet ist, daß aber in noch höheren Gebirgsregionen trotz des wärmsten Wetters bei Tag Autogamie die Regel ist“. Ob diese Unterschiede vererbte Rassenmerkmale darstellen oder wirklich ganz durch die Witterung bedingt sind, ist leider nicht zu entscheiden.

43. *Lepidium sativum* L. Prinz. etc. S. 91 und 92. — Es wurde noch festgestellt, daß die Papillen der Narbe schon etwa um die Mitte der Epoche V fertig ausgebildet sind, das Stäuben aber erst einige Zeit nach dem Öffnen beginnt. Am Schluß homogam, nur in vereinzelten Blüten stark überlebende Narben. Die Beobachtungen wurden bei sonnigem Wetter ausgeführt.

44. *Lepidium campestre* R. Br. *(Thlaspi campestre* L.) Prinz. etc. S. 96. — Mitte Mai 1916 auf Schuttplätzen in der Umgebung des Völkerschlachtdenkmals in Leipzig neuerdings untersucht.

Blütengrund wegen des Baues des Fruchtknotens (Angustiseptae) besonders stark transversal verbreitert (vgl. S. 65). Anfangs rhombische Kronöffnung und schwach dorsoventral gestreckter Kronteller; später spreizen bei sonnigem Wetter die Petala vom Grunde an, so daß dann nur noch undeutlich begrenzte Kronöffnung und etwas transversal gestreckter Kronteller. Kelchsäcke wie bei *L. latifolium* L. (Prinz. S. 94, Abb. 84). Vier große, etwas nach außen vor-

springende amphiandrische Drüsen, die auf der Innenseite des seitlichen Staubblattes mit schmäleren Fortsätzen zusammenstoßen ohne zu verschmelzen und zwei kleine, von jenen völlig isolierte, stark vorspringende Mediandrüsen.

Zuwachs der Blütenteile nach Abb. 38. In der Epoche IV besitzt der Stempel einen deutlich abgesetzten kleinen Griffel; indem dann später die schmalen Ränder des transversal verbreiterten Fruchtknotens sich nach oben vorwölben, wird der Griffel links und rechts mehr und mehr umwallt, so daß er schließlich im Fruchtknoten versinkt und die Narbe direkt auf diesem aufsitzt (Abb. 38b). — Die Narbe überdauert nicht. Nachstreckung des Stempels wurde nur in solchen Blüten beobachtet, aus denen später normale Früchte entstanden.

45. *Aethionema saxatile* R. Br. Prinz. etc. S. 96 – 99. — Papillen schon am Anfang der Epoche V sehr kräftig entwickelt. Am Schluß dieser Epoche sind die inneren Staubblätter gleich lang wie der Stempel, während die Krone sich entfaltet, über-

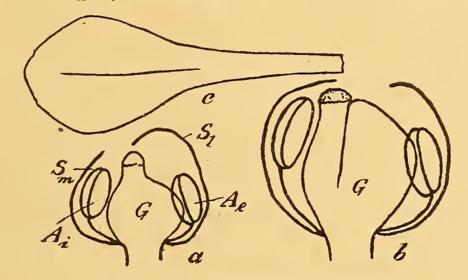


Abb. 38. *Lepidium campestre.*
Blütenteile *a* während der Ep. IV (Knospe $^2/_3$ mm lang), *b* zu Anfang der Ep. V (Gesamtlänge $1^2/_3$ mm). *c* ausgewachsenes Kronblatt (Länge $2^1/_2$ mm).

wachsen sie die Narbe um eine halbe Antherenlänge. Dieses Längenverhältnis bleibt während der ganzen Anthese bestehen. Zuletzt streckt sich der Stempel in den meisten Blüten neuerdings, so daß er, wenn die Beutel der inneren Staubblätter entleert sind, diese um eine halbe Antherenlänge überragt.

46. *Iberis umbellata* L. Prinz. etc. S. 101—106. — Die Papillen der violetten wie der weißen Blüten sind erst unmittelbar nach dem Öffnen voll entwickelt.

47. *Iberis sempervirens* L. Prinz etc. S. 106 und 107. — Mitte Mai 1916 an Gartenexemplaren, die im Vorjahre aus dem Schulgarten in Köln a. Rh. bezogen worden waren, neuerdings untersucht.

Ein Vergleich der Abb. 39 mit dem Zuwachsdiagramm von *Cardamine pratensis* (S. 77) zeigt, daß die Streckung des Stempels später, die der Krone und der Filamente früher einsetzt als bei dieser Art. Bei Beginn der Anthese überragen die primär bis zur 1. ‖-Stellung abgedrehten Beutel der inneren Staubblätter den Stempel um eine halbe Antherenlänge. Unmittelbar nachher eröffnen die Staubblätter, wie immer

zuerst die inneren, ihre Funktion, während die Narbe schon seit Mitte der vorangegangenen Epoche V stark papillös war (der Narbenkopf ist, wie unsere Abb. 41 zeigt, am Ende der Epoche V und zu Anfang von VI zwar noch nicht so groß, wie am Ende der Anthese, die Papillen vergrößerten sich aber schon von dem hier zuerst (Abb. 41 a) dargestellten Stadium ab nicht mehr merklich und schon in jenem Stadium blieben aufgestrichene Pollenkörner leicht an ihr haften). Stempel und Staubblätter strecken sich nun weiter, ersterer aber nur noch sehr langsam, so daß ihn die inneren Staubblätter sehr bald um $^3/_4$ einer Antherenlänge überragen. Inzwischen haben sich die Beutel dieser Stamina sekundär weiter gedreht, so daß sie jetzt die ⊥-Stellung einnehmen. Erst nachdem aller Pollen entleert war, begann in den meisten Blüten der Stempel sich nochmals um $^1/_2$—$^3/_4$ einer Antherenlänge zu strecken; da sich inzwischen die Filamente durch Welken etwas verkürzt und die Beutel zurückgerollt hatten, überragte der Stempel schließlich die inneren Stamina beinahe um die Länge einer Anthere. In diesem Zustande blieb seine Narbe etwa noch einen Tag nach

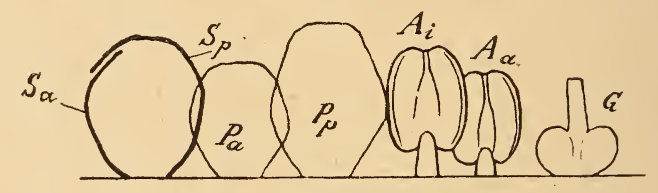


Abb. 39. *Iberis sempervirens.*
Schematische Darstellung der Länge der Blütenteile im dritten Viertel der Ep. IV, Kelchblätter im Längsschnitt. Länge der betr. Knospe ca. 2 mm.

dem Verstäuben der Stamina frisch. — Hier liegen also die uns bekannten Erscheinungen der Postanthese (S. 75) vor.

Bekannt ist der starke Größenunterschied zwischen den vorderen und den hinteren Petalenplatten, der bei den meisten Arten dieser Gattung vorkommt. Nun wachsen die Petalenplatten bei unserem Untersuchungsmaterial während der Anthese noch sehr stark, stärker als z. B. bei *Cardamine.* Während dieses Wachstums verstärkt sich nun jener Größenunterschied noch sehr wesentlich: Bei Beginn der Anthese sind die Platten der vorderen Anthese zweimal, am Schluß jedoch drei- bis viermal so lang wie die der hinteren. Trotzdem ist, wie unsere Abb. 39 zeigt, die Förderung der vorderen Petalen schon recht frühzeitig bemerkbar: zur Zeit der Epoche IV schon greifen die vorderen Kelch- und Kronblätter oben schon weit um die Knospe herum und überdecken die hinteren.

Auf jeder Seite der Blüte je zwei starke, weit innen liegende und darum innerhalb der Wurzel des kürzeren Staubblattes zusammenstoßende, aber noch durch eine feine Furche getrennte amphiandrische Drüsen (Abb. 40). Vorn und hinten auf dem Blütengrunde keine Spur von Drüsengewebe.

48. *Iberis amara* L. Prinz. etc. S. 107 und 108. — Papillen kurz vor dem Öffnen fertig ausgebildet. Die Antheren der inneren Staubblätter überragen den Stempel und den Kronteller während der ganzen Anthese etwa um eine halbe Antherenlänge. Die Narbe überdauert.

Draba. Die nachfolgenden Einzelbeschreibungen geben einige Ergänzungen zu den Angaben von C. C. S. Diese Ergänzungen wurden teils durch Beobachtungen an demselben Material, teils durch spätere Untersuchungen an anderen Lokalitäten gewonnen; letztere sind jeweils angegeben. Die für die ganze Gattung zutreffenden Ergebnisse seien hier vorweg dargestellt:

Der Fruchtknoten ist bei *Draba*, wie bei allen breitwandigen *Siliculosae*, dorsoventral verbreitert. Diese Verbreiterung betrifft jedoch nur die höheren Querschnitte, am Grunde ist der Fruchtknoten ziemlich isometrisch gebaut. Der Blütengrund zeigt darum

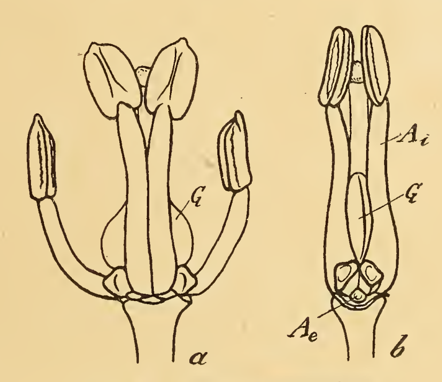


Abb. 40. *Iberis sempervirens.*
Innere Blütenteile *a* von vorn, *b* von der Seite. In *a* sind die Wurzelstellen der Kron- und Kelchblätter sichtbar. Länge $4^1/_2$ mm.

die für die Cruciferen charakteristische transversale Verbreiterung (vgl. S. 65). Daraus ergibt sich die Gestalt des Krontellers: wenn die Petalen normal gefaltet sind, ist derselbe leicht dorsoventral gestreckt, in einigen Fällen, wo sich die Kronblätter schief-seitwärts falten, wird er strahlig oder sogar leicht transversal gestreckt.

Die Arten sind in aufsteigender Folge aufgeführt: das Nektarium, anfangs noch ringförmig, nimmt mehr und mehr die in unseren Abbildungen dargestellte Form an, die schon von Velenovsky (108) als typisch für die Gattung *Draba* bezeichnet wurde. Sie besteht aus vier amphiandrischen Einzeldrüsen, die nach außen und innen um die Wurzel des kurzen Staubblattes herumgreifen. Diese Drüsenordnung kommt auch bei *Alyssum* und *Farsetia* vor, Schweidler bezeichnet sie (99) als „*Alyssum*-Typus". Mit der Umwandlung des ringförmigen Nektariums in diesen *Alyssum*-Typus steht die aus den nachfolgenden Einzelbeschreibungen ersichtliche allmähliche Steigerung der Hebung

der medianen Blütenteile in Einklang. Letztere dokumentiert sich in der Ausbildung etwas stärkerer Kelchsäcke.

Die Kronblätter, bei den ersten Arten noch nagellos, zeigen immer deutlicher abgesetzte Nägel, so daß, während die ersten Arten jeder Honigbergung entbehren, der Nektar bei den letzten durch die aufgerichteten Kronnägel gegen Regen und ganz kurzrüsselige Insekten ziemlich gut geschützt ist. Irgendwie vollständige Besucherlisten liegen nicht vor (vgl. Knuth's Handb. II. I. S. 112 und 113).

Die letzten Arten besitzen Filamentleisten, die an gewisse *Alyssum*arten, namentlich an *A. saxatile* (Prinz. etc. S. 121 und 122) erinnern.

Diese Mitteilungen über die Morphologie der Blüten zeigen, daß die Gattung *Draba* in der in Arab. S. 30 und 31 gegebenen Übersicht vor die Gruppe 12a *(Alyssum)* einzuschalten ist, die in mehrfacher Hinsicht ihre Fortsetzung bildet.

Die Antheren neigen anfangs stark vornüber. Die Staubblattdrehungen sind jedoch nur schwach, oft auch gar nicht vor-



Abb. 41. *Iberis sempervirens.*
Griffelende *a* am Ende von Ep. V, *b* am Anfang der Anthere (Ep. VI), *c* beim Verwelken. Das in *a* dargestellte Stadium ist in *d* stärker vergrößert wiedergegeben.

handen. Sie sind meistens ganz primär, da sich die Filamente nach dem Öffnen der Blüten entweder gar nicht mehr oder nur noch sehr wenig verlängern.

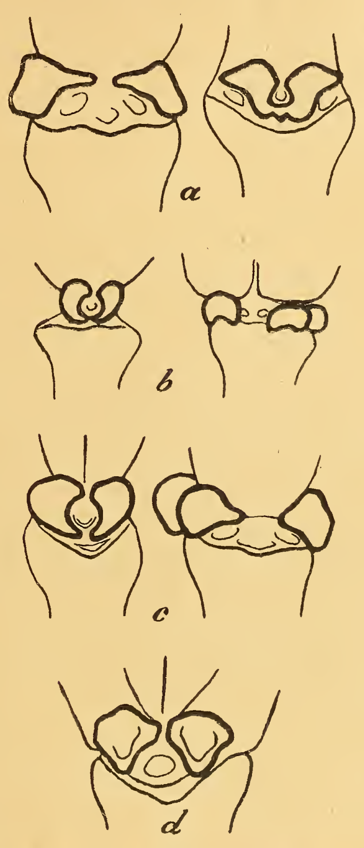
Die Narbe entwickelt sich bei *Draba* besonders frühzeitig. Die Anthese beginnt bei einigen Arten *(D. aizoon, aizoides, ciliata, incana)* mit einem längere Zeit andauernden weiblichem Stadium. Namentlich bei Regenwetter ist diese Erscheinung deutlich: der Griffel ragt dann, ähnlich wie dies oben bei *Capsella bursa pastoris* und *Thlaspi rotundifolium* beschrieben wurde, mit völlig empfängnisfähiger Narbe weit aus einer kleinen Öffnung der Knospe hervor.

49. *D. aizoon* Wahlb. C. C. S., S. 12 und 13. — Kelchsäcke kaum 1. Grades, ringförmiges Nektarium. Nur primäre Staubblattdrehung. Unscharf abgesetzte Nägel. Die Petala bleiben meist schief-aufwärts gerichtet, so daß der strahlig-kreuzförmige Kronteller nur 5—7 mm im Durchmesser mißt. Nur bei starkem Sonnenschein falten sie sich scharf um, so daß dann der Krontellerdurchmesser bis auf 10 mm ansteigt.

Der Stempel ragt bei Regenwetter mit empfängnisfähiger Narbe weit aus der noch geschlossenen Blüte heraus (vgl. C. C. S., Taf. II, Abb. 46). Die Narbe welkt unter natürlichen Bedingungen

meist lange vor den Staubblättern, überlebt die letzteren dagegen, wenn die Blüten künstlich vor Insektenbesuch geschützt werden.

50. *D. aizoides* L. Die in C. C. S., S. 13, beschriebene Krümmung des Griffels bleibt aus, wenn die Kelch- und Kronblätter einige Zeit vor dem Öffnen gelüftet werden. Der durch die in unserer Abb. 42a nach Velenovsky wiedergegebene Bauplan des Nektariums stimmt mit den Angaben von C. C. S. im



Ab. 42. Die Ausbildung des Nektariums bei der Gattung *Draba* nach Velenovsky.
a D. aizoides, *b verna*, *c hirta* von der Seite bezw. von vorn, *d D. contorta* von der Seite.

Wesentlichen überein. Die in der Gegend der Medianachse in feine Spitzen auslaufenden Drüsen verschmelzen aber dort meist miteinander, so daß ein ringförmiges Nektarium entsteht. Kelchsäcke 2. Grades, zur Hälfte echt. Kurze breite, aber undeutlich abgesetzte Nägel. Die Petalen stellen sich nicht mehr, wie bei der vorigen Art, vom Grunde an auseinanderweichend, schiefaufrecht, sondern ihre unteren Teile stehen senkrecht, von den

Sepala zusammengehalten, so daß der Nektar besser geschützt ist. Primäre Staubblattdrehung bis zur 1. ‖-Stellung. Anfangs protogyn, später homogan.

Stäger untersuchte (105, S. 296) *Draba aizoides* Ende Juli 1909 am Col de Susanfe im Wallis und zu Anfang des August 1910 am Furkapaß. „Die reife Narbe dringt aus einer kleinen Öffnung der Knospe hervor und überragt das Niveau derselben um 1 mm. In diesem Zustand sind die Staubgefäße noch in der Knospe eingeschlossen, dem Stempel anliegend und die Antheren noch völlig geschlossen. Erst beim Aufgehen der Blüte strecken sich die Filamente, bis sie mit den nun stäubenden Antheren in gleicher Höhe oder etwas höher stehen wie die Narbe.“ — Bei Regenwetter dagegen „wachsen die vier längeren, in vielen Fällen sogar alle sechs Staubblätter ziemlich weit über die Narbe hinaus und berühren in den halb geschlossenen Blüten direkt dieselbe, so daß Autogamie eintritt . . . Auf der Furka, wo ich die Blüten bei sehr schlechtem Wetter untersuchte, hatten die Antheren durchweg ein gequollenes, verfärbtes Aussehen . . Die Krümmung und Verbiegung des Griffels, die Günthart zuerst wahrnahm, habe auch ich feststellen können.“

51. *D. Majellensis* Kern. In C. C. S., S. 13 und 14, wurden das ringförmige Nektarium und die Kelchsäcke 2. Grades bereits beschrieben. Wahrscheinlich stark schief-seitwärts faltende Petalen, jedenfalls strahlig-kreuzförmiger Kronteller. Staubblattdrehungen nur bis zur 1. ‖-Stellung.

52. *D. incana* L. Diese Spezies, die nach Warming (Knuth II. 1., S. 112) in Grönland homogam und autogam blüht, wurde von mir Ende April 1905 während kalten Regenwetters im botanischen Garten in Zürich untersucht.

Die Blüte durchläuft zunächst, ganz wenig geöffnet, ein lange andauerndes weibliches Stadium und hernach ein kürzeres zwitteriges, während welchem die Petalen sich etwas stärker öffnen, ohne sich jedoch scharf umzufalten. Unmittelbar vor Beginn des ersten Stadiums überragt der Stempel die inneren Stamina noch, nachher gleicht sich dieser Längenunterschied aus. Die beiden äußeren Staubblätter sind relativ sehr kurz. Nur schwache Drehungen. Die symmetrisch gebauten Petalen (Abb. 43) sind in gestrecktem Zustande ca. 4 mm lang. Sie besitzen ziemlich schlanke Nägel, die nicht von den Platten abgesetzt sind. Kronöffnung rhombisch, Kronteller infolge Schiefseitwärtsfaltens der Petala schwach transversal gestreckt, Durchmesser 4—5 mm. Kelchsäcke 2.—3. Grades, zum größeren Teil unecht.

53. *D. Dedeana* Boiss. C. C. S., S. 14 und 15. Der Nagel ist schärfer von der Platte abgesetzt als bei den bisherigen Arten. Strahlig-kreuzförmiger Kronteller, also wahrscheinlich schief-seitwärts faltende Petala. Ringförmiges Nektarium, das aber in der amphiandrischen Region stärker entwickelt ist. Alle Filamentwurzeln verbreitert. Keine oder geringe Staubblattdrehung. Narbenreife tritt schon in der Knospe ein. Unmittelbar vor dem Öffnen

überragen die inneren Stamina die Narbe um eine halbe, später um eine ganze Antherenlänge.

54. *D. altaica* Bge. C. C. S., S. 14. — Zur Hälfte echte Säcke. 2.—3. Grades. Typisches *Draba*-Nektarium, Drüsen jedoch auf der Außenseite der seitlichen Stamina miteinander verwachsen. Rhombische bis spitz-rhombische Kronöffnung, ganz schwach dorsoventral gestreckter Kronteller, demnach wahrscheinlich normale Petalenfaltung. Alle Filamentwurzeln verbreitert.

Die Narbenreife tritt schon in jüngeren Knospen ein. Beim Öffnen sind die Spitzen der Antheren des inneren Staminakreises eben auf dem Niveau der Mitte des Narbenkopfes angekommen.

55. *D. ciliata* Scop. Mitte April 1905 bei kaltem Regenwetter im botanischen Garten in Zürich untersucht. — Kelchsäcke 3. Grades, zur Hälfte echt. Narbenpapillen schon in jüngeren

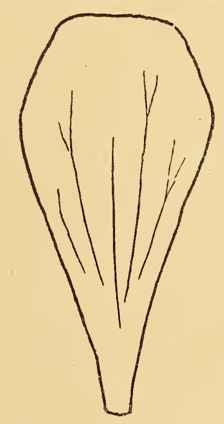


Abb. 43. *Draba incana.*

Knospen reif; nach dem Öffnen ist die Blüte zunächst protogyn. Die Petala sind in diesem ersten weiblichen Stadium, das einen Tag dauert, noch ganz klein und sehr wenig geöffnet, so daß nur Narbe, nicht aber Antheren von oben vollständig sichtbar. In dem darauf folgenden kurzen zwitterigen Stadium sind die Kronblätter auch noch nicht scharf, sondern nur rund umgefaltet oder schief-aufwärts gerichtet, so daß der Kronteller, sofern man von einem solchen überhaupt sprechen kann, nun einen Durchmesser von ca. 6 mm hat. Da die Narbe frühzeitig welkt, bildet ein ganz kurzes männliches Stadium den Abschluß des Blütenlebens. Während desselben ist die Krone noch etwas stärker geöffnet. Bei Beginn des ersten, weiblichen Stadiums hat der Stempel die Länge der inneren Staubblätter, später überragen ihn die letzteren um eine halbe Antherenlänge. Ihre Beutel liegen auch während des zwitterigen Stadiums der Narbe dicht an, so daß Autogamie unvermeidlich ist und das nachherige männliche Stadium für die Blüte selbst kaum mehr einen ökologischen Wert hat.

56. *D. olympica* Sibth. C. C. S., S. 15. — Typisches *Draba*-Nektarium. Ziemlich starke Kelchsäcke. Kurze, aber scharf abgesetzte Nägel. Die sämtlichen Filamentwurzeln sind verbreitert. Staubblattdrehung bis zur 1. ‖-Stellung. Meist überlebende Narben.

57. *D. verna* L. (*Erophila verna* E. Mey.) Velenovsky zeichnet das in Abb. 42 b wiedergegebene typische *Draba*-Nektarium.

58. *D. repens* Bieb. Nach C. C. S., S. 15 und 16, mäßig starke Kelchsäcke und Petalen mit ziemlich langen schmalen Nägeln. Typisches *Draba*-Nektarium. Filamente der längeren Staubblätter unten mit ziemlich breiten, gegen die benachbarten seitlichen Stamina vorspringenden Leisten; am Grunde der kürzeren Stamina oft ebenfalls Verbreiterungen, nach beiden Seiten des Filamentes vortretend, aber viel schwächer ausgebildet.

59. *D. hirta* L. Nach C. C. S., S. 16, etwas stärkere Kelchsäcke als bei der vorigen Art. Velenovsky zeichnet (vergl. unsere Abb. 42 c) ein typisches *Draba*-Nektarium; aus seiner Darstellung geht hervor, daß hier die vier amphiandrischen Drüsen besonders weit nach innen, gegen den Stempel hin, vorspringen. Löffelförmige Leisten am Grunde sämtlicher Filamente. Bau des Kronnagels wie bei der vorigen Art.

60. *D. contorta* hat nach Velenovsky's in Abb. 41 d wiedergegebener Abbildung die vier für die Gattung typischen Drüsen, die aber noch stärker nach innen vorspringen als bei der vorigen Art.

61. *D. muralis* L. verhält sich nach demselben Autor ebenso.

62. *Alyssum montanum* L. Prinz. etc. S. 111—120. — Narbenpapillen schon zu Anfang der Epoche V ausgebildet, während das Stäuben erst geraume Zeit nach dem Öffnen der Krone beginnt. — Die Beutel der inneren Stamina sind bei Beginn der Anthese bis zur 1. ‖-Stellung abgedreht und sehr stark vornüber und schief-seitwärts, gegen die benachbarten kleinen Staubblätter hin, geneigt. Sie überragen den Stempel schon vor dem Öffnen um eine halbe Antherenlänge und dieses Längenverhältnis der Fortpflanzungsorgane bleibt während der ganzen Anthese erhalten. Die Längendifferenz zwischen den inneren und den äußeren Staubblättern ist in der offenen Blüte noch etwas größer als eine Antherenlänge. — Nur in vereinzelten Blüten überdauert die Narbe. Nachstreckung des Stempels wurde häufig beobachtet; dabei biegt sich die Griffelspitze oft nach der Seite. — Die Letztlinge (Ende September) wurden allmählich noch stärker protogyn: die Antheren öffneten sich erst längere Zeit nach dem Entfalten der Petala, schließlich sogar erst nach dem Welken der Narbenpapillen.

63. *Alyssum saxatile* L. Prinz. etc. S. 121 und 122. — Die Narbenpapillen sind gegen Ende der Epoche V fertig ausgebildet. Gleichzeitig mit den Antheren oder sogar kurz vor dem Entleeren des letzten Staubes verwelken sie, nur in wenigen Blüten überdauerten sie die Staubblätter. Die inneren Stamina überwachsen das Gynaeceum im Verlaufe der Anthese, die Beutel der äußern

stehen zuletzt auf der Höhe der Narbe und berühren diese in einzelnen Blüten.

Im August 1903 fand ich im Kölner Schulgarten Blüten, die an den längeren Staubblättern gar keine, an den kürzeren nur sehr schwache Fortsätze zeigten.

Im Juli 1909 fand ich auf denselben Beeten, deren Blüten, im vorhergehenden Jahre untersucht und in Prinz etc. beschrieben worden waren, noch genau gleich ausgebildete Filamentleisten. Es wurde diesmal auch die Entwicklung dieser Leisten verfolgt. Aus den dabei aufgenommenen Zeichnungen geht hervor, daß die ersten Spuren der Leisten ganz am Grunde der Filamente etwa um die Mitte der Epoche IV zu beobachten sind.

64. *Alyssum argenteum* Vitm. *(A. murale* W. et K.) Prinz. etc. S. 123—125. — Papillen kurz vor dem Öffnen fertig ausgebildet. Das Stäuben beginnt unmittelbar nach dem Entfalten der Petala. Die Narbe überdauert stark. Sie steht am Anfang der Anthese um eine halbe Antherenlänge unter der Spitze der inneren Staubblätter, am Ende der Anthese und während der Epoche VII überragt sie jene etwas. Die äußeren Staublätter sind zuletzt nur noch wenig kürzer als die inneren und überragen den Kronteller um eine halbe Antherenlänge. Bei andauerndem Regenwetter blieben die Kronblätter aufgerichtet und die Staubblätter ganz zusammengeneigt, so daß die stäubenden Beutel über der Narbe einen dichten Knäuel bildeten. In den Letztlingsblüten (Mitte September) öffneten sich die Antheren immer später und schließlich gar nicht mehr, die Filamente wurden auch allmählich kürzer.

65. *Farsetia incana* R. Br. *(Alysum incanum* L., *Berteroa incana* D. C.) Ende August 1908 im botanischen Garten in Zürich untersucht. — Vor dem Öffnen überragen die inneren Staubblätter die Narbe, die schon ausgebildete Papillen besitzt, um eine halbe Antherenlänge. Das Stäuben beginnt während des Entfaltens der Petala. Erst wenn alle Pollen entleert sind, wird die meist schwach überlebende Narbe auf die Höhe der Beutelspitzen der inneren Stamina oder noch darüber hinaus gehoben.

Schon einige Jahre früher, im August 1905, war diese Art in demselben Anzuchtbeet untersucht worden. Damals überragten die Staubblätter bei Beginn der Anthese den Stempel noch etwas stärker, nämlich beinahe um eine halbe Antherenlänge.

Vergleicht man diese Beobachtungen endlich mit den in Prinz. etc. S. 126—129 mitgeteilten, die ebenfalls an Pflanzen desselben Anzuchtbeetes, und zwar im September und Oktober 1907 ausgeführt worden waren, so ergiebt sich, daß das Längenverhältnis der Stempel und Staubblätter bei diesen Stöcken, deren spätere offenbar aus den Samen der früheren entstanden waren, in den verschiedenen Jahren nicht ganz übereinstimmt. 1905 war während regnerischen Wetters beobachtet worden. Die Narben waren in diesem Jahre bei den meisten Blüten erheblich langlebiger als im Jahre 1808.

66 *Farsetia aegyptiaca Turra.* Fisch beobachtete die Blüten dieser Art im Winter 1897/98 in Heluan (13, S. 27—29.)

Nach diesem Autor: Langer Kelch, die einzelnen Sepalen durch Haare noch fester verschlossen, Säcke kaum angedeutet. Platte mehr oder weniger scharf vom schlanken Nagel abgesetzt, an einzelnen Stöcken dunkelviolett, an andern gelb bis weiß gefärbt. Die Blüten, und zwar auch die violetten, duften nur im Dunkeln. Sie sind also offenbar Nachtfalterblumen. Die Krone ist aber am Tage ebenso turgeszent wie des Nachts und schließt sich weder in der Nacht noch bei Regenwetter. Länge der Kronröhre 11—14, Durchmesser der Kronöffnung 1—1 $^1/_2$, des Krontellers 11—19 mm.

Staubfäden unten schwach verbreitert, am Grunde der längeren kleine Falten, die durch den Druck der benachbarten Honigdrüsen entstehen. Die bei *F. incana* an den kürzeren Staubfäden vorkommenden Zähne (Prinz. etc., Abb. 120 und 122) fehlen hier. — Zwei halbringförmige exandrische Lateraldrüsen.

Papillen schon in der Knospe ganz ausgebildet. Während der Anthese ragen die Beutel der inneren Stamina mit ihren Spitzen aus der Kronröhre hervor, die Narben stehen erheblich tiefer, sogar etwas unterhalb der Beutel der seitlichen Staubblätter. Autogamie ist unvermeidlich.

67. *Lobularia maritima* Desf. *(Alyssum maritimum* Lam.) Prinz. etc., S. 130—132. Narbenpapillen beim Öffnen vollständig ausgebildet. In den im Jahre 1908 untersuchten Blüten standen am Anfang der Anthese die Narbe und die Spitzen der äußern Staubblätter auf der Höhe der Kronöffnung, die Spitzen der inneren Stamina etwa eine halbe Antherenlänge höher. Eine zeitliche Differenz im Stäuben der inneren und der äußeren Staubblätter war hier kaum vorhanden. Das Stäuben begann mit dem Entfalten der Petala. Die Narbe überlebte die Staubblätter in den Blüten von 1908 gar nicht, in den im folgenden Jahre untersuchten nur wenig. In beiden Jahren sehr mangelhafter Fruchtansatz.

K. Fritsch untersuchte die Blüten von *Lobularia maritima* (19, S. 7—10) im September 1906 im botanischen Garten in Graz. Nach seinen Angaben erfolgt hier wie bei den meisten Cruciferen die Streckung der Traubenspindel erst nach dem Verblühen, so daß die Blüten dicht nebeneinander in doldenartigen Trauben stehen, wodurch die Augenfälligkeit beträchtlich erhöht wird. „Die in der Mitte befindlichen Blütenknospen stören den Eindruck der Infloreszenz nicht, weil sie tiefer liegen als die geöffneten Blüten; beim Aufblühen erfolgt eine sehr rasche Streckung der Blütenstiele. Die Kelchblätter sind kahnförmig und liegen den Petalen nur locker an. Kleine Insekten können auch von der Seite in die Blüte eindringen, da zwischen den Nägeln der Petalen und den Kelchblättern hierzu Platz ist." Die Narbe steht bei Beginn der Anthese und auch noch später bedeutend tiefer als die sechs Staubbeutel. Erst nach dem Abfallen der Antheren streckt sich der Griffel, die Narbe „scheint auch jetzt noch empfängnisfähig zu sein." Also offenbar Nachstreckung und Überleben der Narbe. „Die vier vor den längeren Filamenten stehenden Drüsen sind wohl immer vorhanden. Hingegen sind die zwei neben und innerhalb der kurzen Filamente befindlichen Honigdrüsen oft sehr klein

und fehlen vielleicht manchmal ganz." Deutlicher Honigduft, reichlicher Ansatz normaler Früchte. Fritsch gibt zum Schluß eine für spätere Untersuchungen vielleicht wertvolle Besucherliste.

Nach Hildebrand (43) ist *Lobularia maritima* selbststeril.

68. *Lunaria rediviva* L. C. C. S., S. 12. Die Abbildungen von Hildebrand (41, Taf. I., Abb. 6) und Velenovsky (Taf. II, Abb. 28 und 29) zeigen zwei exandrische Lateraldrüsen, die bis in die amphiandrischen Regionen übergreifen und hier verdickt sind. In den Einzelheiten sind aber die Darstellungen nicht identisch. Kirchners Beobachtungen (50, S. 368) stimmen mit der Abbildung Velenowsky's überein.

Kirchner fand die Blüten homogam. „Die Narbe befindet sich anfangs unterhalb der vier obern Antheren, wird aber später (vielleicht erst nach erfolgter Befruchtung?) durch Streckung des Fruchtknotens emporgehoben, so daß sie zwischen jenen Antheren hindurchgeführt wird und endlich höher zu stehen kommt als sie. Hierbei dürfte Selbstbestäubung unvermeidlich eintreten." Staubblattdrehungen kommen nach Kirchner nicht vor.

Schon Delpino erwähnt nach Kirchner den hyazinthenähnlichen Duft. Dieser fand bei seinen Untersuchungen, die Ende Mai 1891 bei Urach auf der schwäbischen Alb ausgeführt wurden, den Duft „stark und süßlich, sehr an den der Blüten von *Lonicera Caprifolum* erinnernd". Er vermutet darum, daß die Blüten von Nachtschmetterlingen besucht werden, worauf auch die weiße oder bläulichweiße Farbe der Krone hindeutet.

69. *Lunaria annua* L. (*L. biennis* Moench.) Knuth II. 1. S. Die Entwicklung der Kelchsäcke der Blüten dieser Art, die Ende April 1912 an Gartenexemplaren in Meilen bei Zürich untersucht wurden, ist oben (S. 80) bereits beschrieben.

Der schon frühzeitig dorsoventral verbreiterte Fruchtknoten ist unten etwas gestielt. Im Zusammenhange mit dem dadurch erzielten Raumgewinn steht offenbar die Ausbildung der starken löffelförmigen Verbreiterungen der Wurzeln der inneren Staubblätter. Diese Verbreiterungen werden zu Anfang der Epoche IV angelegt. Da die später einsetzende Staubblattstreckung sich hauptsächlich auf die über diesen Löffeln liegenden Teile der Filamentwurzeln erstreckt, so werden die Anhänge später nur wenig in die Länge gestreckt und wachsen nicht zu jenen mächtigen Filamentleisten aus, wie wir sie bei *Alyssum montanum* und *argenteum* und bei der Gattung *Aubrietia* kennen gelernt haben, sondern bleiben kurz, ähnlich wie bei *Alyssum saxatile* und *incanum* L.

Während der Anthese stehen die äußeren Staubblätter mit der Spitze, die inneren mit der Basis der Antheren auf der Höhe der Kronöffnung. Kronteller infolge Nagelverlagerung und ganz schwach schief-seitwärts erfolgender Faltung strahlig-kreuzförmig. Die Drehung der inneren Staubblätter führt bis zur 1. ‖-Stellung.

Die Narbe ist schon zu Anfang bis Mitte der Epoche V mit einem großen Flüssigkeitstropfen bedeckt und wird kurz vor Beginn der Anthese papillös. Die Staubbeutel brechen bald nach

Entfalten der Krone auf. Überdauern der Narbe am Schluß der Anthese wurde nicht beobachtet.

Vier kleine amphiandrische Drüsen (Abb. 44) von der für die breitwandigen *Siliculosae* typischen Form (vergl. Prinz etc.) Die Nektarausscheidung beginnt mit dem Öffnen der Krone und unmittelbar vor Beginn des Stäubens, erreicht ihr Maximum aber erst spät und hört auf, wenn die Staubbeutel beinahe entleert sind.

70. *Aubrietia purpurea* D. C. Prinz. etc. S. 132—139. — Die Narbe steht am Anfang der Anthese mit ausgebildeten Papillen an der Stelle, wo die scharfe Umfaltung der Petala erfolgt, also auf der Höhe des späteren Krontellers. Die Beutel der inneren Stamina, die jetzt eben aufbrechen, überrageu die Kronöffnung um diese Zeit um eine halbe Antherenlänge; in der Folge werden sie etwas über die Narbe hinausgehoben und erst am Schluß der Anthese von dieser wieder erreicht und zuletzt sogar etwas über-

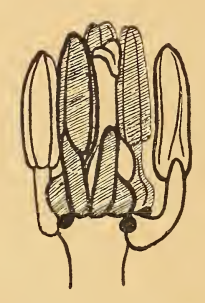


Abb. 44. *Lunaria annua.*
Innere Blütenteile zur Darstellung der starken Hebung der medianen Blütenteile (vergl. die starken Kelchsäcke in Abb. 9, S. 79.)
Die inneren Staubblätter, von deren einem die Anthere entfernt ist, sind zur deutlicheren Unterscheidung schraffiert, die Drüsen schwarz gezeichnet.

holt. Bei dem letzteren Vorgang handelt es sich offenbar um Nachstreckung des Stempels, denn er tritt nicht in allen Blüten ein. Die Narbe überlebt die Staubblätter im Allgemeinen nur wenig.

Ende April 1911 wurde die Pflanze neuerdings in verschiedenen Gärten in Zürich IV untersucht. Die Blütenmerkmale stimmten in allen Punkten mit den hier und in Prinz. etc. angegebenen überein.

Um künstliche Beeinflussungen des Blütenverlaufes wurden Versuche ausgeführt, über die weiter unten (S. 160) berichtet wird.

IV. Zusammenfassung der ökologisch wichtigsten Resultate.

Wir beschränken uns hier auf die Vorgänge während der Anthese, d. d. die Zuwachsverhältnisse während des Blühens und die Staubblattdrehungen, die Reifung der Fortpflanzungsorgane

und die Autogamie. Von den Merkmalen der Blütenplastik wird nur die Honigbergung berücksichtigt, weil sie besonderen ökologischen Wert hat; alle übrigen morphologischen Merkmale sind ausgeschlossen (vgl. hierüber S. 131 u. f.).

Für die Zuwachsverhältnisse der Blütenteile während der Anthese bietet das Zuwachsdiagramm von *Cardamine pratensis* (S. 77) ein ziemlich typisches Bild. Das Wachstum der Petala hält während der ganzen Anthese an, bei manchen Arten, z. B. bei *Iberis sempervirens,* ist es noch stärker als bei *Cardamine pratensis.* Am Schluß der Anthese haben die inneren Staubblätter den Stempel ganz oder nahezu erreicht oder etwas überholt. Später werden im Allgemeinen die Antheren durch sekundäre Filamentstreckung noch mehr gehoben. Diese sekundäre Filamentstreckung ist stärker bei den mehr oder weniger langröhrigen Blüten der *Siliquosae,* schwächer in den niedrig gebauten Siliculosae-Blüten, bei denen nur die primäre Streckung intensiv ist. Entsprechend sind, wie schon in Prinz. etc., S. 151, festgestellt wurde, auch sekundäre Staubblattdrehungen bei den *Siliquosae* häufiger stark ausgebildet, primäre kommen dagegen auch bei den *Siliculosae* allgemein vor, ja sie sind hier meist noch schärfer ausgeprägt. Rückdrehungen fanden wir bei *Cardamine pratensis* und *Arabis albida;* sie sind sicher zum großen Teil oder ganz Verwelkungserscheinungen.

Gegen Ende der Anthese tritt meist eine raschere Streckung des Stempels ein. Sie dürfte stets mit der oben (S. 75) definierten „Nachstreckung“ identisch sein. Daß diese vorliegt, erschien uns wahrscheinlich bei *Cheirantus maritimus, Brassica napus, Erucastrum Pollichii, Diplotaxis tenuifolia* und *Harra,* noch mehr bei einzelnen *Draba*-Arten, bei *Alyssum argenteum, Lunaria rediviva, Aubrietia purpurea,* wo die Nachstreckung offenbar bloß sehr frühzeitig eintritt. Eigentliche, unserer Definition entsprechende Nachstreckung wurde sodann sicher festgestellt bei *Malcolmia maritima, Cheirantus maritimus, Sinapis arvensis, Crambe cordifolia, Sisymbrium officinale, Cardamine pratensis, C. silvatica, Arabis albida, Capsella bursa pastoris, Lepidium campestre, Iberis sempervirens, Alyssum montanum, Lobularia maritima.* Fast überall wurde festgestellt, daß die Nachstreckung nicht in allen Blüten eintritt. Durch die Nachstreckung wird die Narbe wieder auf die Höhe der Antheren der inneren Staubblätter oder mehr oder weniger darüber hinaus gehoben.

Die Reifung der Staubblätter und des Stempels. Das Stäuben begann bei *Alyssum montanum* erst längere Zeit nach dem Öffnen, so daß diese Blüten stark protogynisch waren. Im Übrigen aber treten die Staubblätter, und zwar zuerst die inneren im Moment des Öffnens der Krone oder nur wenig später in Funktion, so daß die Blüten anfangs homogen oder nur ganz wenig protogynisch sind. Die Narbe wird, wie schon in C. C. S. gezeigt wurde, fast immer vor den Staubblättern und vor dem Öffnen der Krone, meist schon zu Anfang der Epoche V empfängnisfähig. Bei *Cheirantus cheiri* tritt die Reife erst bei Beginn der Anthese ein, bei

Arabis albida ist die Narbe zwar auch schon in der Knospe stark papillös, doch erreichen die Papillen erst einige Zeit nach dem Öffnen, wenn die Stamina schon stark stäuben, ihre volle Entwikkelung, so daß die Blüten physiologisch etwas protandrisch sind. Ähnliches wurde bei *Crambe cordifolia, Hugueninia tanacetifolia* und *Cardamine silvatica* festgestellt. Bei *Iberis sempervirens* schwillt der Narbenkopf erst im Verlaufe der Anthese zu seiner endgültige Größe an. Solche Erfahrungen mahnen zu größter Genauigkeit bei Narbenbeobachtungen. Die Narbe wurde in den vorstehenden Einzelbeschreibungen stets erst dann als ausgebildet, reif oder empfängnisfähig bezeichnet, wenn aufgestrichene Pollenkörner leicht an ihr haften blieben. In einem Fall *(Lunaria annua)* wurde festgestellt, daß die Narbe vor dem Reifen reichlich Flüssigkeit ausscheidet.

Fisch (13) bezeichnet das Reifen der Narbe in der Knospe als „Knospenprotogynie". Ich habe diese Bezeichnung nicht verwendet, weil sie mir nicht ganz zweckentsprechend erscheint. Protandrie und Protogynie sind doch im Wesentlichen ökologische Termini. Das Reifen der Narbe in der Knospe hat aber im Allgemeinen gar keinen ökologischen Wert. Darum halte ich die Erweiterung dieser Begriffe auf die Knospenzeit nicht für glücklich.

In gewissen Einzelfällen kann das frühzeitige Reifen der Narbe allerdings auch ökologische Bedeutung erlangen. Zunächst dann, wenn auch die Antheren in der Knospe aufbrechen, wie dies ja bei der Kleistogamie und Pseudokleistogamie (Hansgirg (37), Loew (62), S. 178) geschieht. Kleistogame Blüten hat Ludwig (64) gefunden bei *Cardamine chenopodiifolia*, Goebel (24, S. 772) bei *Capsella bursa pastoris*, Stäger bei *Thlaspi rotundifolium,* Neigung zur Pseudokleistogamie wurde festgestellt bei *Arabis coerulea* und *Alyssum argenteum.*

Noch in einem anderen, der Pseudokleistogamie ähnlichen Falle hat das Reifen der Narbe in der Knospe nicht nur physiologisches, sondern auch ökologisches Interesse. Dann nämlich, wenn infolge von Witterungseinflüssen Wachstum und Entfaltung der Stamina und namentlich der Krone gehemmt werden, der Stempel aber sich weiter entwickelt (vgl. S. 149). Dann durchbricht der Griffel schon während der Epoche V die geschlossene Blütenhülle und hebt die empfängnisfähige Narbe hoch heraus (Abb. 49b). Die Anthese beginnt dann mit einem meist ziemlich lange andauernden weiblichen Stadium. Zutreffender würde man dieses Stadium als Praeanthese bezeichnen, denn die eigentliche zwitterig-homogame Anthese setzt gewöhnlich, namentlich falls besseres Wetter eintritt, durch Streckung und Entfaltung der Petala, Verlängern und Aufbrechen der Staubgefäße erst später noch ein und bietet ein ganz anderes Bild als jene halbgeschlossene Praeanthese. Wenn das Wetter dagegen andauernd sehr trübe und kalt bleibt, so verharren die Blüten im Anfangszustande oder der Kelch weicht nur ganz wenig mehr auseinander. Die Staubblätter beginnen dann

in dem verkürzten und eingebogenen Zustande zu funktionieren [1]) oder bleiben auch ganz geschlossen und verquellen infolge der Benetzung. Wir fanden die Erscheinung der Praeanthese bei *Capsella, Thlaspi rotundifolium* und bei einigen Arten von *Draba.*

Am Schluß der Anthese überlebt bei den meisten Arten die Narbe das Androeceum und zwar oft um viele Stunden. Es wurden überlebende Narben festgestellt bei *Malcolmia maritima, Brassica napus, Erucastrum Pollichii, Sinapis arvensis, Hugueninia tanacetifolia, Cardamine pratensis, C. hirsuta, Arabis albida, Capsella bursa pastoris, Lepidium sativum, Iberis sempervirens, I. amara, Alyssum montanum, A. argenteum, Lobularia maritima, Draba aizoon.* Dieses Überleben tritt aber nie in allen Blüten, sondern nur in einem kleineren oder größeren Teil derselben ein. In den übrigen bleiben die beiderlei Fortpflanzungsorgane am Schluß der Anthese ziemlich genau gleich lange frisch. — Starkes Überleben der Staubblätter wurde nur festgestellt bei *Draba ciliata;* bei dieser Art besteht die Anthese aus drei Stadien: einem ersten weiblichen (Praeanthese), einem zwitterigen und einem anschließenden männlichen Stadium.

Selbststerilität ist nachgewiesen für *Cardamine pratensis, Dentaria bulbifera, Lobularia maritima* [2]), auch unser Beobachtungsmaterial von *Arabis albida* ist (vgl. S. 142) höchstwahrscheinlich selbststeril.

Im Allgemeinen dürften die Cruciferen Kreuzbefruchtung erfahren. Die Möglichkeit, zur Autogamie zurückzukehren, haben sich jedoch alle Kreuzblütler gewahrt. Hierzu genügt im Allgemeinen ein geringeres Spreizen der Staubblätter. Die Staubbeutel legen sich dann an die Narbe an oder schließen über die Narbe zu einem Kegel zusammen, aus dem der Pollen auf die Narbe fällt. Dieser Vorgang ist namentlich bei kurzröhrigen offenen Blüten von der Art von *Cardamine hirsuta* und *Capsella,* sehr schön auch bei *Alyssum argenteum* zu beobachten, nämlich dann, wenn während des Blühens Regen eintritt. Dann schließen sich bei diesen Arten Kron- und Staubblätter gegen Ende der Blütezeit, resp. bei ungünstem Wetter bleiben sie von Anfang an halb geschlossen, so daß Selbstbestäubung unvermeidlich wird. Auch langröhrigere Formen wie *Cardamine pratensis* und *Arabis albida* sind noch etwas wetterempfindlich: sie gehen zwar, einmal geöffnet, nicht wieder zu, aber sie öffnen sich bei Regen von Anfang an etwas schwächer. Unempfindlich sind nur die langröhrigsten Blüten mit enggeschlossenem Kelch, und bei diesen dürfte auch

[1]) Würde sich die Blüte, nachdem auf diese Weise pseudokleistogame Autogamie eingetreten, doch noch entfalten, dann läge die sehr interessante Erscheinung vor, die Loew (61) bei *Stellaria pallida* Piré (vgl. jedoch Schulz 94) beobachtete. Ich habe bei *Capsella* in verschiedenen Jahren nach ihr gesucht, jedoch ohne Erfolg. Auch sonst fand ich bei Cruciferen nichts dem Fall von *Stellaria pallida* ähnliches.

[2]) Nach Knuths Handb. I, S. 42, auch für *Brassica rapa* L. und *Raphanistrum arvense* Wallr. Verzeichnis selbstfertiler Cruciferen in Knuths Handb. I, S. 46.

Autogamie nur sehr selten vorkommen. Im Ganzen ist also Autogamie nur ein Notbehelf für den Fall ausgebliebener Kreuzung, jedoch nicht in der Weise, daß etwa das Ausbleiben der Kreuzung direkt Autogamie herbeiführende Vorgänge auslöste. — Es sei noch bemerkt, daß in allen Fällen, wo in den Einzelbeschreibungen Autogamie angegeben ist, sog. spontane oder direkte, d. h. ohne die Mithilfe besuchender Insekten eintretende gemeint ist.

Weitere Angaben über die Dauer des Blühens und der vorschiedenen Blühvorgänge vgl. S. 151 u. f., 158 u. f.

Neigung zu Heterostyle wurde festgestellt bei *Cardamine pratensis* und bei *Arabis albida* (vgl. auch unten S. 146 u. 151).

Nektarbergung: Loew's „allotrope" Blüten (59, 60), d. h. die von allen Insekten, namentlich auch von kurzrüsseligen besuchten, umfassen bekanntlich außer den hier nicht in Betracht kommenden Pollenblumen die Kategorien A (Blüten mit nicht geborgenem Honig) und A B (mit halb geborgenem Honig) Hermann Müllers (69). Zu diesen beiden Kategorien gehört der größere Teil der Cruciferen. Aber auch Loew's „hemitrope" Blüten, die von Insekten mit mittellangen Saugrüsseln besucht werden, d. h. die Blüten der Müllerschen Kategorie B (mit vollständig geborgenem Nektar) sind noch zahlreich vertreten. Spärlicher sind dann die „eutropen", d. h. von einem bestimmten Insektenkreis besuchten Blüten.

Für den Grad der Nektarbergung ist vor allem maßgebend, ob die Kelche geschlossen oder offen sind und ob die Petala vom Grunde an spreizen oder sich höher oben mehr oder weniger scharf falten, so daß eine, wenn auch oft nur kurze Kronröhre ensteht. Wichtig sind alsdann die den Blüteneingang oft stark verengernden Filamentleisten, durch die bei Arten, die sonst zur Kategorie A oder A B gehörten, vollständige Nektarbergung eintreten kann. *(Alyssum)*. Außer den Filamentleisten spielen auch die Kronschüppchen, wie sie in Prinz. etc. bei *Biscutella* und in dieser Schrift bei *Heliophila* beschrieben wurden, die Rolle von „Saftdecken" (Sprengel).

Die offensten Kelche kommen auffallenderweise nicht bei den *Siliculosae*, sondern bei den *Siliquosae* vor. Es sind die Klaffkelche, wie sie bei *Erucastrum*, *Sinapis arvensis* und *Huguenínia* u. a. sich finden. Namentlich die Mediankelche klaffen oft sehr stark und legen so die ihnen opponierten Mediandrüsen völlig bloß. Solche Blüten gehören also zur Kategorie A. Bei *Brassica napus* klaffen die Sepala schon viel schwächer, diese Art gehört daher zur Kategorie A B. In diese gehören auch die meisten *Siliculosae* da diese offene, etwas rund nach außen gebogene aber nicht klaffende Kelche haben, so *Thlaspi rotundifolium*, *Hutchinsia*, *Iberis*. Bei *Biscutella* spreizen die Petala, wenigstens im späteren Verlauf der Anthese, vom Grunde an, die Drüsen sind aber hier durch die erwähnten Kronschüppchen geschützt, so daß die Blüten trotzdem der Kategorie A B einzureihen sind. Bei *Cardamine hirsuta* dagegen, sowie bei *Capsella* und einzelnen Arten von *Lepidium*, wo die Petala gegen Ende des Blühens ebenfalls vom Grunde an

spreizen, kommen derartige besondere Schutzorgane nicht vor, so daß hier der Nektar schließlich ganz frei liegt und die Blüten somit zur Klasse A gehören.

Bei *Raphanus* und vollends bei *Arabis albida* und *Cardamine pratensis* ist der Kelch ganz geschlossen. Die erste Art bildet den Übergang zur Kategorie B, die beiden andern gehören ihr schon ganz an. Bei diesen Blüten sind die Nägel lang und schmal, die Kronröhren hoch, die Kelche eng gebaut. Als Blütenfarbe tritt hier häufig auch violett, rot und blau auf, während die allotropen und eutropen Blüten meist nur weiß und gelb gefärbt sind. Die Gattungen *Arabis* und *Cardamine* sind übrigens, wie in allen den Blütenmerkmalen (vergl. *Arab.*), so auch in der Nektarbergung sehr vielgestaltig, die Kategorien A, A B und B umfassend.

Zu den eutropen Blumen gehören wohl *Matthiola, Hesperis, Malcolmia, Cheiranthus, Dentaria, Heliophila, Aubrietia, Lunaria,* vielleicht auch einzelne Arten von *Farsetia. Cheiranthus cheiri* dürfte eine Immenblume (Müllers Kategorie H) sein, *Matthiola* und *Malcolmia* Tagfalterblumen (Ft). Während die oben genannten niedrigeren Blütenformen weiß und gelb blühen, stellen sich hier nun auch rote und blaue Farben ein. Nachtfalterblumen (Fn) sind, wie aus den in Knuths Handbuch mitgeteilten Besucherlisten, aus den im Dunkeln den Blüten entströmenden Duft und den hellen, fahlen Blütenfarben hervorgeht, die besonders langröhrigen Blüten von *Hesperis, Dentaria, Lunaria rediviva* und auch diejenigen von *Farsetia aegyptiaca.*

Monstrositäten habe ich nur bei *Cardamine pratensis* beobachtet; Goebel (25) gibt solche für dieselbe Art, Engler (12) für *Barbaraea vulgaris* an. Im übrigen vgl. Penzig (72) und Goebel (22).

C. Allgemeiner Teil.

I. Über die an der Ausbildung der Blütenplastik beteiligten mechanischen Faktoren.

Die Lehre von der Entwicklungsmechanik der Phanerogamenblüte, die ich 1910 in meiner Schrift Prinz. etc. aufgestellt habe, läßt sich in folgenden Satz zusammenfassen: Die Blütengestalt ist nicht allein das Produkt freien Wachstums der Blütenteile, sondern sie ist zum Teil durch gegenseitige mechanische Beeinflussung der Teile entstanden. 1912 habe ich (Arab.) diese Lehre auf die Gattung *Arabis*, insbesondere auch auf ihre Systematik angewendet, 1913 erschien eine für weitere Kreise bestimmte Zusammenfassung (34). Hier wurden schon einige Beispiele aus andern Familien vorweggenommen; weiterhin möchte ich über solche erst berichten, wenn zusammenhängendere Beobachtungen aus einzelnen Formenkreisen vorliegen. Im Jahre 1911 erschien eine Studie von Schüepp (81), in welcher der Verfasser auf Grund von Untersuchungen an Pa-

pilionaceenblüten zu Resultaten gelangt, die mit den meinigen völlig übereinstimmen. Endlich wies Baumgartner in einer 1913 erschienenen Schrift (1) die Bedeutung mechanischer Faktoren für die Blütengestaltung der Bananen nach.

In welcher Weise im Einzelnen mechanische Faktoren bei der Gestaltung der Cruciferenblüte von Einfluß sind, braucht hier nicht wiederholt zu werden; die wichtigsten dieser Beeinflussungen wurden im ersten Abschnitt unserer Einleitung beschrieben. Besonders wichtig ist, daß es gelang, nachzuweisen, daß im „Kampf der Teile um den Raum" — dieses Schlagwort bildet Schüepp in Analogie zu Roux' Kampf der Teile um die Nahrung (77) — gewisse Organe eine aktive Rolle spielen, indem sie ihre Form wenig ändern und ihrerseits formbildend auf die Umgebung wirken, während andere mehr oder weniger passiv sind. (Weiteres hierüber in Prinz. etc. S. 147 u. f. und Arab. S. 36; eine Ergänzung bildet die Bemerkung über mechanische Korrelation zwischen den Mediandrüsen und der Stellung der Petalenachsena bei *Cardamine pratensis* im speziellen Teil dieser Schrift.)

Es sei also hier nochmals betont, daß selbstverständlich nicht alle Teile der Blütenform durch mechanische Beeinflussung entstanden sind. Es ist auch möglich, jedoch noch gar nicht sicher, daß der nicht mechanisch deutbare Merkmalskomplex bei höher organisierten Blüten größer ist, als bei den zwar auch schon recht kompliziert und vielgestaltig gebauten Cruciferenblüten. Aber alles, was ich gesehen, wies darauf hin, daß auch bei anderen Familien dem entwicklungsmechanischen Studium dankbare Aufgaben vorbehalten sind.

In der Einleitung und im speziellen Teil der vorliegenden Schrift werden nun neue Beiträge zur Entwicklungsmechanik der Cruciferenblüte geliefert, besonders in den Beschreibungen von *Matthiola incana, Cheiranthus maritimus, Cheiranthus cheiri Eruca sativa, Erucastrum Pollichii, Sinapis arvensis, Crambe cordifolia, Zilla myagroides, Sisymbrium officinale, Cardamine pratensis, C. silvatica, C. hirsula, Heliophila, Biscutella laevigata, Lepidium campestre, Draba, Farsetia aegyptiaca, Lunaria annua.*

Von größtem entwicklungsmechanischen Einfluß sind zwei Entwicklungsregeln, die sich schon aus den Mitteilungen des zweiten Abschnittes unserer Einleitung ergaben: 1. Ein Blütenteil einmal angelegt, streckt sich weiterhin nicht gleichmäßig in seiner ganzen Länge, sondern nur noch an der Basis. (Daß diese Entwicklungsregel für die Cruciferenblüten nur im Großen und Ganzen gilt, indem z. B. die apikalen Teile der Petala, die Platten, sich in einer späteren Epoche auch wieder stark verlängern, wurde in der Einleitung gezeigt.) Sobald nun durch diese Basalstreckung die Spitzen der inneren Blütenteile auf das inzwischen längst geschlossene Kelchdach aufstoßen, entstehen in jenen Blütenteilen Druckkräfte in der Längsrichtung, die nun namentlich auf ihre Wurzeln formbildend einwirken, weil diese eben noch in der Entwicklung begriffen sind.

Wir kommen auf die Wirkungen dieser Längsdrucke unten (S. 135) zurück.

2. Die einzelnen Blütenteile wachsen nicht nur ungleich stark, die Krone z. B. stärker als der Kelch, sondern auch zu verschiedenen Zeiten ungleich schnell: Der Stempel zeigt rasches Wachstum unmittelbar nach seiner Anlage, bleibt dann etwas zurück und erreicht ein zweites Zuwachsmaximum unmittelbar vor der Reife, ein drittes nach erfolgter Bestäubung oder Befruchtung (Nachstreckung). Ähnliche Ungleichmäßigkeiten zeigt auch der Zuwachs der übrigen Blütenteile (vgl. Diagramm (S. 77). Das Wichtigste ist, daß die Zeiten maximalen Wachstums der einzelnen Blütenteile nicht zusammenfallen. Das hat nämlich zur Folge, daß die Blütenteile im Verlaufe des Knospenlebens relative Bewegungen gegeneinander ausführen. Meistens handelt es sich um Auf- und Abbewegungen, aber auch quere und schief gerichtete Verschiebungen (vgl. S. 69, Abb. 11) kommen vor. Es ist klar, daß hieraus eine Menge Möglichkeiten gegenseitiger mechanischer Beinflussung resultierten.

Versuchen wir nun zunächst, eine einfache Theorie der mechanischen Beeinflussungen bei der Entwicklung der Cruciferenblüte aufzustellen.

Es sind verschiedene Arten mechanischer Deformation wachsender Blütenteile denkbar. Zunächst eine einfache weiche Deformation, ein Zusammendrücken und -Fälteln eines unelastischen Organes auf einen kleineren Raum. Ein derart deformiertes Gebilde müßte später auch leicht wieder in seine ursprüngliche Form auseinandergebreitet werden können. Dies ist aber bei den durch den Kelchdruck veränderten Organen nicht der Fall, die stärker veränderten brechen sogar meist eher, als daß sie sich in ihre früheren Formen zurückbringen ließen. Also handelt es sich bei der Ausbildung der Blütenplastik im allgemeinen jedenfalls nicht um diese weiche oder unelastische Deformation. Nur in ganz untergeordneter Rolle kommt sie bei der Entwicklung der Cruciferenblüte vor. Die Spitzen der Petalen werden z. B. zu einer Zeit, wo sie nur noch wenig wachstumfähig sind, in dieser Weise beeinflußt, wie wir oben (S. 73 u. 74) am Beispiel von *Arabis albida* sahen. Nach dem Öffnen der Blüte glätten sich diese Fältelungen sehr bald.

Die zweite Möglichkeit wäre die elastische Deformation. Derart deformierte Gebilde müßten nach Lösung des Kelchhindernisses sofort herausspringen und ihre vorherige Gestalt wieder annehmen. Das kommt ja nun gelegentlich vor. So sahen wir oben bei *Eruca* und *Malcolmia maritima*, in Prinz. etc. (S. 42 resp. 37) bei der letzteren Art und bei *Raphanus sativus* die äußeren Stamina, deren Filamentwurzeln durch die starken endandrischen Drüsen elastisch nach außen gedrückt worden waren, beim Entfernen des opponierten lateralen Kelchblattes in rascher Bewegung weit nach außen vortreten. Aber solche Fälle sind Aus-

nahmen. Im allgemeinen behalten die deformierten Knospenteile auch nach Entfernung der Kelchhülle ihre Gestalt unverändert bei.

Die Deformation muß also während des Wachstums der Teile stattgefunden haben und durch das Wachstum selbst fixiert worden sein. Daß eine solche Wachstumsdeformation möglich ist, ergibt sich aus den Arbeiten von Kny (57), die gezeigt haben, daß die Zellscheidewände mechanisch beeinflußter Gewebe sich vorzugsweise in die Richtung des Druckes bezw. senkrecht zur Richtung eines einwirkenden Zuges einstellen. Denken wir uns (Abb. 45a) ein wachsendes Blütenorgan von runder oder zylindrischer Form zwischen zwei feststehende Hindernisse eingeschlossen, dieselben am Anfang noch nicht berührend, so ist klar, daß von dem Augen-

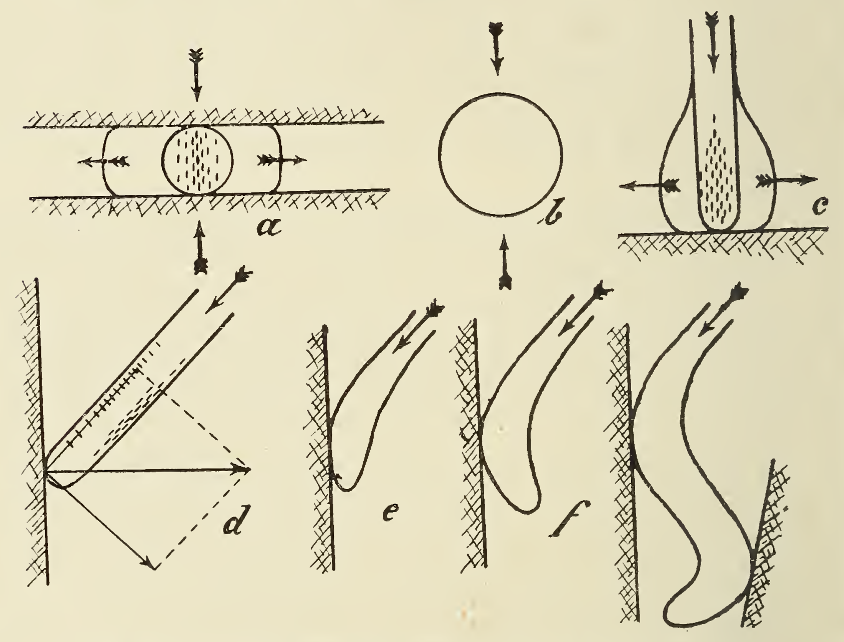


Abb. 45. Die gegenseitige anatomische Beeinflussung der Blütenhülle.

blicke an, da dieses Organ infolge seines allgemeinen Wachstums die beiden Hindernisse zu berühren beginnt, von diesen ein Druck ausgeübt wird, der nun das weitere Wachstum in dem Sinne beeinflußt, daß vorzugsweise in der Richtung der Druckkraft stehende Teilungswände eingeschaltet werden. Die Folge ist eine Verbreiterung des Organs nach beiden Seiten hin, also genau dasselbe Ergebnis, wie wenn ein Gebilde, das schon ursprünglich das jetzige Volumen gehabt hätte, rein mechanisch, ohne Wachstumserscheinungen, auf die jetzige Gestalt deformiert worden wäre (Abb. 45 b, vgl. S. 78, Zitat nach Goebel). Allerdings wäre in diesem Fall eine viel stärkere Kraft zur Deformation nötig gewesen; in Wirklichkeit erfolgt die Defor-

mation durch Summation kleinster Kräfte, erhebliche Spannungen treten dabei gar nicht auf.

In entsprechender Weise entstehen die übrigen Wachstumsdeformationen: kolbenförmige Anschwellungen und Verknöpfungen, Biegungen und Fältelungen, die oft, z. B. an den Innenwandungen der Filamente, die Bildung von Kanälen zur Folge haben, die von den Insekten zur Führung ihres Saugapparates benützt werden, Torsionen wie die in der Einleitung beschriebenen Staubblattdrehungen. Es wird z. B. ein zilindrisches Gebilde an seinem Ende von dem Momente an, in welchem es auf ein ruhendes oder entgegenbewegtes Hindernis stößt, infolge der Einschaltung von Zellwänden in der Druckrichtung kolbig verbreitert (Abb. 45 c). Auf ein Kronblatt, das in schiefer Richtung einem Hindernis entgegenwächst (Abb. 45 d), wird vom entsprechenden Augenblicke an eine Kraft einwirken, deren eine Komponente ein Biegungsmoment hervorruft, welches sich bekanntlich dadurch äußert, daß an der Oberseite eine Zugkraft, unten ein Druck entsteht. Oben müssen sich also die neuen Zellscheidewände quer stellen, unten

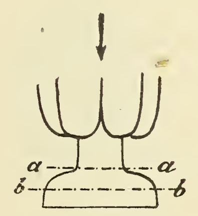


Abb. 46. Die Überwallung der seitlichen Gewebepartien und die Entstehung der Filamentleisten der Cruciferen durch Längsdruck.

dagegen in die Längsrichtung, was eine relativ stärkere Verlängerung der Oberseite und damit eine Biegung des Organs sowie eine Anschwellung der Unterseite zur Folge hat (Abb. 45 e). Steht rechts eine andere feste Wand und wird das Blatt durch fortgesetztes Wachstum seiner hinteren, in der Abbildung nicht mehr sichtbaren Teile noch weiter gegen das Hindernis hingeschoben, dann resultieren, immer vorausgesetzt, daß auch die vorderen Teile noch wachstumsfähig sind, Formen, wie sie in Abb. 45 f dargestellt sind und wie sie im feineren Bau der Cruciferenblüte und der Phanerogamenblüte überhaupt so außerordentlich häufig vorkommen. Der Einfachheit wegen sind in diesen Abbildungen nur wenige Kontaktstellen eingezeichnet. Es ist jedoch zu bedenken, daß alle Lücken schon frühzeitig ausgefüllt werden (s. unten), so daß die mechanischen Kräfte, die auf jeden einzelnen Blütenteil einwirken, in Wirklichkeit zahlreicher sind und komplizierter zusammenwirken.

Wenn ein zylindrisches Gebilde, z. B. ein Filament, infolge Auftreffens auf das geschlossene Knospendach einen Längsdruck erfährt, so wird es sich nicht überall, sondern nur

an seiner Wurzel verdicken, da, wie wir feststellten, die Gewebezellen nur an dieser Stelle noch wachstums-, also teilungsfähig sind, während die höheren Partien des Filamentes ihr Wachstum bereits sehr eingeschränkt haben. So entsteht eine Verdickung, oder, falls vorn und hinten kein Raum verfügbar, eine beidseitige Verbreiterung des Filamentsgrundes (Abb. 46). Ob diese späterhin, etwa wie bei *Alyssum saxatile* (Prinz. etc, Abb. 110) und *Lunaria annua* (oben, S. 125) ihre ursprüngliche gedrungene Form beibehält oder ob sie sich, wie bei *Alyssum montanum* (S. 66, Abb. 7 verlängert, hängt davon ab, ob sich in der Folge der Längenzuwachs des Filamentes auf höher gelegene Teile, etwa die in unserer Abbildung 46 mit a-a bezeichneten, lokalisiert, oder ob er dauernd auf tiefere, etwa bei b-b gelegene Teile beschränkt bleibt; im letzteren Fall entsteht eine den größeren Teil des Staubfadens umfassende Längsleiste.

Die erste Folge einer auf ein blattförmiges Gebilde (Abb. 47) ausgeübten Kraft P ist eine Wachstumsdeformation, die in der beschriebenen Weise durch verstärktes Flächenwachstum an den

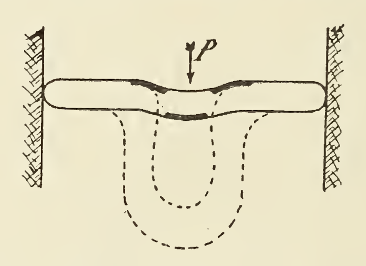


Abb. 47. Automatisches Weiterwachsen einer Deformation. *P* ist die Kraft, welche die anfängliche geringe Deformation erzeugte.

in der Abbildung stark ausgezogenen Stellen erfolgt. Wenn nun auch das Organ, von dem die Kraft P ausging, nicht weiter wächst, jene Kraft also zu wirken aufhört, so muß die entstandene Vorwölbung sich doch noch weiter ausbilden, sobald nur das Blatt infolge allgemeinen Wachstums sich weiter in die Fläche ausdehnt und zu beiden Seiten irgendwelche Hindernisse eine weitere Ausbreitung verhindern, wie dies ja natürlich in der geschlossenen Knospe meist der Fall ist. Denn jeder weitere Flächenzuwachs zwingt zunächst das Blatt rein mechanisch zu einer Vergrößerung der Ausbiegung und diese stärkere Ausbiegung wird dann sofort durch erhöhtes Flächenwachstum an den angegebenen Stellen neuerdings fixiert. So bilden sich, sozusagen automatisch, oft wahre Hypertrophieen, die uns zunächst überraschend erscheinen, weil sie mit den Blütenteilen, deren mechanischer Einwirkung sie ihre Entstehung verdanken, gar nicht mehr in räumlichem Kontakte stehen. So entstehen z. B. die Kronverschlüsse einer *Lunaria,* ein großer Teil der Kelch- und Kronsporne, bei den Cruciferen insbesondere die unechten Kelchsäcke. Der Anstoß zur Bildung der echten Kelchsäcke geht von der S. 62 u. 79 beschriebenen

Medianhebung aus. Dann aber müssen sich die Säcke, falls das Wachstum des Kelchgrundes andauert, in der eben beschriebenen Weise automatisch vergrößern (unechte Säcke). Unsere Abbildung 48 stellt diesen Vorgang dar; die Schraffierung soll die inneren Blütenteile bezeichnen, welche die ursprüngliche, erst mit echten Säcken versehene Knospe dicht ausfüllen. Bildet sich im Verlauf des Knospenlebens auch an der Spitze der Sepalen ein neuer Wachstumherd, so müssen sich nach denselben Prinzipien auch hier Ausbuchtungen bilden, da ja ein Ausweichen der neu gebildeten Gewebeteile ohne Vorwölbung ebenso unmöglich ist, wie am untern Teil des Kelches. Solche „Kelchkapuzen" wurden in der Einleitung dieser Arbeit bei *Cheiranthus cheiri* im speziellen Teil, außerdem bei *Matthiola incana* und *Brassica oleracea* beschrieben. Bei der genannten Art fallen die beiden Wände der Kapuze frühzeitig zusammen und verwachsen zu einer einzigen. In schwächerer Ausbildung sind solche Kelchkapuzen bei den

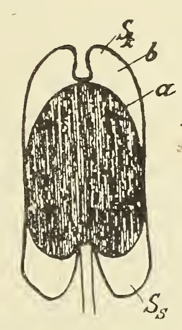


Abb. 48. Entstehung der unechten Kelchsäcke und der Kelchkapuzen der Cruciferen durch Stauung. *a* (schraffiert) ursprüngliche Knospe, nur mit Säcken. *b* Knospe mit echten und unechten Säcken und Kelchkapuzen.

Cruciferen sehr häufig. Im Allgemeinen sind die Kapuzen vorne und hinten, also an den Sepalen, die unten keine Säcke haben, stärker entwickelt als an den lateralen Sepala.--

Bekanntlich hat schon vor längerer Zeit Schumann (96, vgl. auch Frank (17), Heußer (39) und Murbeck (70), von der mechanischen Blattstellungstheorie Schwendeners (40) ausgehend, die Bedeutung mechanischer Faktoren für die Blütengestaltung nachzuweisen gesucht. Während aber unsere Beobachtungen lediglich der Ausbildung der Form der einzelnen Organe während des späteren Knospenlebens galten, beschäftigte sich Schumann mit den frühesten Anlagen der Blüten, und nicht nur die Form, sondern namentlich die Stellung der Blütenteile, d. h. das charakteristische Diagramm sollte nach ihm durch gegenseitigen Druck der Teile entstanden sein.

Es war namentlich Vöchting (109), der, von theoretischen Erwägungen und neuen Untersuchungen ausgehend, die fehlerhaften Grundlagen der Schumann'schen Auffassung erkannte. Vöch-

tings Kritik [vgl. jedoch auch Holtermann (40), S. 57] kann kurz in folgenden Sätzen wiedergegeben werden: Die notwendige Voraussetzung einer gegenseitigen mechanischen Beeinflussung der jungen Anlagen ist, daß sich diese tatsächlich berühren. Dieser „lückenlose Kontakt“ Schumann's besteht aber in Wirklichkeit nicht, die Anlagen der einzelnen Blütenteile sind vielmehr stets durch kleine Zwischenräume voneinander getrennt. „Und es ist wohl zu bedenken, daß auch eine vollständige Berührung noch keinen Beweis für einen wirklich vorhandenen Druck liefert. Auf diesen dürfen wir erst schließen, wenn ihm entsprechende Formänderungen einträten und diese sind hier nicht zu beobachten“. Aus diesen Tatsachen ergibt sich, daß die ersten Anlagen der Blütenteile nicht einfach passiv an Stellen niedrigen Druckes entstehen, daß ihr Ort überhaupt nicht durch mechanische Einwirkungen von außen, sondern durch innere, durch die Vererbung an bestimmte Stellen lokalisierte Kräfte bedingt ist.

Die Folgerungen, die wir aus Schumanns Lehre ziehen müßten, treffen denn auch gar nicht zu. Zunächst müßten ja wirklich die verschiedenen diagrammatischen Stellungsverhältnisse der Phanerogamenblüten mechanisch erklärbar sein. Daß dies nicht der Fall ist, ist bekannt. Und die zweite Konsequenz aus Schumanns Lehre wäre dann die, daß auch durch künstliche Erhöhung oder Erniedrignng des Druckes von außen her auf einzelne Blütenteile die Zahl derselben abgeändert oder ihre Insertionen verschoben werden müßten. Schumann hat dieses Postulat folgerichtig selber aufgestellt aber es ist weder ihm noch anderen gelungen, es zu erfüllen.

Im späteren Verlauf der Anthese liegen nun aber die Verhältnisse ganz anders: Die Kelchblätter vereinigen sich frühzeitig zu einem festgeschlossenen Dach (vgl. oben S. 73 und Abb. 17) und die inneren Teile wachsen nun so viel rascher, daß sie die anfangs vorhandenen Lücken schließlich ausfüllen, so daß nun wirklich lückenloser Kontakt der Teile besteht. Da aber das Wachstum der inneren Teile nun weiter anhält, ja sich stets noch verstärkt, während der Kelch zurückbleibt, entstehen Druckwirkungen in radialer und tangentialer Richtung, aber auch in der Längsrichtung der Blüte. Die eigentliche Druckperiode in der die mechanische Beeinflussung der Blüttenteile bei den Cruciferen stattfindet, fällt in die Epochen IV und V; am stärksten sind, nach den entstandenen Veränderungen zu schließen, die Druckkräfte, vor allem die Drucke in der Längsrichtung der Blüte am Ende der Epoche IV.

Im Verlauf der Epoche IV dürften zunächst die Horizontaldrucke, also die Druckwirkungen in radialer und tangentaler Richtung infolge des mächtigen Anschwellens der noch nebeneinander liegenden Beutel rasch stark zunehmen. Vielleicht wird das um die Mitte dieser Epoche so intensiv einsetzende Petalenwachstum der eng zwischen Antheren und Kelch eingezwängten Petala durch diesen Druck ausgelöst und es besteht sogar die Möglichkeit, die

von Mohl (67) und Goebel (27) wiederholt erwähnte Kleinheit der Krone weiblicher Blüten auf diesem Wege zu erklären.

In der zweiten Hälfte der Epoche IV muß sich dann namentlich der Längsdruck mehr und mehr steigern (vgl. Zuwachsdiagramm S. 77). Am Ende der Epoche erreicht er sein Maximum, denn nachher wird ja das Kelchgewölbe gesprengt. Sicher ist (vgl. S. 74 und Abb. 17, sowie S. 123), daß in der zweiten Hälfte dieser Epoche IV die seitlichen Gewebepartieen des Blütengrundes (S. 64) überwallenden Fortsätze am Grunde der Filamente sich deutlicher entwickeln. Ihre Bildung dürfte, wie dies oben (S. 136) bereits beschrieben, bei allen Arten in ersten Linie durch den Längsdruck bewirkt werden. Auch die Filamentleisten und die Kronschüppchen von *Heliophila* entstehen wohl um diese Zeit, vielleicht auch die ähnlichen, durch den Gegendruck der Honigdrüsen hervorgerufenen Schuppen, wie wir sie in Princ. etc. (S. 77) am Grunde der Kronblätter von *Biscutella laevigata* fanden. Die Entwicklungszeit der Beutelhöhlen erstreckt sich bis weit in die Epoche V hinein: Die inneren Stamina überwachsen die äußeren mehr und mehr. Die Filamente der ersteren liegen dem unteren Teil der Beutel der letzteren dicht an. So prägen diese Beutel den Filamenten der inneren Staubblätter und ihren Fortsätzen ihre Formen auf. Auch die Kronblätter schmiegen sich den beiden Antheren der äußeren Stamina dicht an. Schneidet man etwa um die Mitte der Epoche V die Knospe ungefähr in ihrer Mitte quer durch, so erhält man darum das in Abb. 5a auf S. 65 wiedergegebene Bild: die Filamente der inneren Stamina und die Petalen bilden förmliche Abgüsse der beiden seitlichen Antheren. So entstehen die Beutelhöhlen der Cruciferen, die später, nach dem Heranwachsen der beiden Antheren, durch allgemeine Streckung zu den bekannten „Blüteneingängen" (S. 63—65) werden. Die Antheren der beiden Staminalkreise spielen entwicklungsmechanisch eine ganz ungleiche Rolle: diejenigen der äußeren Staubblätter sind aktiv, indem sie eben diese Beutelhöhlen, das charakteristischste Merkmal der Blütenplastik der Cruciferen, bilden, die der inneren Stamina dagegen lassen keine Spuren im Innern der Blüte zurück. Das kommt daher, weil sie frühzeitiger emporgehoben werden und in die über den seitlichen Staubblättern freien Räume hinein ausweichen können (Abb. 11).

Nach dem Sprengen des Kelchverschlusses, d. h. im Verlaufe der Epoche V lassen die Druckkräfte allmählich nach. Aber es finden noch mechanische Beeinflussungen bis gegen Ende dieser Epoche statt. Namentlich die eingangs (S. 70) beschriebenen primären Staublattdrehungen kommen erst unmittelbar vor dem Öffnen der Blüte zustande. Zur Ablenkung der Beutel der innern Staubblätter genügen offenbar die von dem noch geschlossenen Krondach ausgehenden Widerstände.

Die letzte mechanische Beeinflussung betrifft die Form des Krontellers. Wenn die Beutel der äußeren, seitlichen Staubblätter beim Entfalten auf der Höhe des Krontellers stehen, so bleibt dieser dorsoventral gestreckt; andernfalls wird

er durch Schiefseitwärtsfalten der Petala strahlig-kreuzförmig oder sogar transversal gestreckt. Diese mechanische Korrelation, die in der Einleitung (S. 68) genauer dargelegt ist, wurde in Prinz. etc. in zahlreichen Fällen festgestellt. Ein besonders lehrreiches Beispiel bietet die in dieser Schrift mitgeteilte Beobachtung an viermännigen Blüten von *Cardamine hirsuta*.

Wenn die Blütenteile im Innern der Knospe sich mechanisch beeinflussen, so muß es auch möglich sein, die Blütenplastik durch künstliche mechanische Einwirkungen auf die Knospe abzuändern. Diese experimentelle Nachprüfung ist in der Tat in einer größeren Zahl von Fällen gelungen.

Zunächst sei hier nochmals an die auch in dieser Schrift (vgl. z. B. *Cardamine pratensis*) zutage getretene Korrelation zwischen den Grad der Medianhebung und dem Bau des Nektariums (S. 71 und Prinz. etc. S. 153 u f.) erinnert. Sodann an einige „Versuche der Natur", denen z. T. die Beweiskraft eines künstlichen Experimentes zugestanden werden muß: So ließen die dichter gebauten Infloreszenzen der violett blühenden Stöcke von *Iberis umbellata* (Prinz. etc., S. 105) die mechanische Korrelation zwischen den seitlichen Staubblättern und dem Kronteller besonders deutlich erkennen und zeigten überhaupt die starke mechanische Beeinflußbarkeit der Gestalt des Krontellers. Einen neuen Beweis für jene mechanische Korrelation liefert dann vor allem die eben erwähnte Beobachtung an Blüten von *Cardamine hirsuta*, deren seitliche Stamina fehlen. Interessant ist auch ein Vergleich der in dieser Schrift gelieferten Beschreibung der Blüten von *Matthiola incana* mit der entsprechenden in Prinz. etc. (S. 25 u. f.). Diesmal lagen nämlich nicht Blüten mit verkümmerten, sondern solche mit normal entwickelten seitlichen Staubgefäßen vor und es zeigte sich nun noch deutlicher, daß wirklich auch die „Verlagerung" (vgl. S. 69) der Kronnägel zur Länge der seitlichen Stamina in Korrelation steht.

Die eigentlichen, künstliche, d. h. willkürliche Abänderungen der Blütenplastik erzielenden Versuche lassen sich in zwei Gruppen gliedern: 1. Aufprägung neuer, dauernd bleibender Formen durch künstlich hervorgerufene Kräfte und 2. Verhinderung der Ausbildung von spezifischen Formmerkmalen durch Entfernung der sie normalerweise bewirkenden mechanischen Ursachen. Herr v. Hayek wies in der Diskussion über meinen oben (S. 131) erwähnten Vortrag (34) darauf hin, daß namentlich Versuchen der zweiten Art Beweiskraft zukomme. Schon Schüepp hat an seinen Papilionaceenblüten Versuche beiderlei Art ausgeführt, die z. T. sehr auffallende Änderungen der Blütenplastik ergaben. Für die Cruciferen liegen sowohl in Prinz. etc. als namentlich in den Einzelbeschreibungen des speziellen Teils dieser Schrift eine ganze Anzahl Ergebnisse von Versuchen beiderlei Art vor. Alle sprechen für unsere Auffassung und es muß namentlich festgestellt werden, daß jedesmal, wenn die Knospen sich nach dem Eingriff weiter entwickelten, die erwartete Reaktion eintrat. Erfahrungen, daß

Verwundungen auch noch in besonderer Weise als „formative Reize“ (Klebs 53, S. 454—456) wirken, habe ich ebensowenig wie Schüepp gemacht. Ziemlich enge Grenzen sind all diesen Versuchen leider dadurch gezogen, daß mechanische Eingriffe, namentlich Lüftung der Knospen, wenn sie zu frühzeitig vorgenommen werden, die weitere Entwicklung leicht ganz abbrechen.

Zunächst sei nochmals an die in Prinz. etc. (S. 47 und 48) mitgeteilte Erfahrung erinnert, daß durch Hineindrücke der seitlichen Stamina bei *Raphanus sativus* die Rückkehr des Krontellers zum strahlig-kreuzförmigen Habitus tatsächlich willkürlich hervorgerufen werden kann. Sodann wurde schon in C. C. S. die Umbiegung der Griffelspitze von *Draba aizoides* erwähnt, die (vgl oben S. 120) später bei dieser Art auch von Stäger beobachtet wurde. Ähnliche Umbiegungen werden in Prinz. etc. und in dieser Schrift (S. 88) für *Raphanus sativus* und in der vorliegenden Schrift für *Hugueninia tanacetifolia* und *Allyssum montanum* angegeben. Die Biegungen erfolgen zwar im Allgemeinen erst im Verlauf der Anthese, aber es erschien von vornherein doch möglich, daß sie schon zur Knospenzeit durch den Druck der noch geschlossenen Blütenhülle angeregt werden, umsomehr als bei den genannten Arten der Griffel gegen Ende der Epoche V meist relativ lang ist. Bei *Draba aizoides* bleibt nun auch, wie oben mitgeteilt ist, diese Biegung aus, wenn die Knospe künstlich gelockert wurde. — Bei den oben beschriebenen Blüten von *Sinapis arvensis* kommen auffallende, an *Kernera* erinnernde Knickungen der inneren Staubfäden vor. Durch Lockerung der Knospen läßt sich die Ausbildung dieser Knickungen verhindern. Sie sind also offenbar durch den Druck des noch geschlossenen Kelchgewölbes entstanden, ähnlich wie die Staubblattdrehungen. Eigentlich stellen sie nur eine verstärkte Form dieser letzteren dar, verstärkt darum, weil bei diesen Blüten (vgl. Zahlentabelle auf S. 75) die Filamente unmittelbar vor dem Öffnen besonders lang sind. Umgekehrt lassen sich solche Filamentknickungen bei *Erucastrum Pollichii*, wo sie normalerweise nicht vorkommen, wo aber ebenfalls das Filamentwachstum unmittelbar vor dem Entfalten der Krone besonders intensiv ist, durch längeres Geschlossenhalten der Knospen mittels Lackverschlüssen künstlich hervorrufen. — Dieses letztere Mittel wiederum vermag bei *Cheiranthus cheiri* dauernd löffelförmige Petala und eingekrümmte Filamente und Vergrößerung der Filamentleisten hervorzurufen. Eine starke Verbreiterung der Leisten konnte endlich bei der letztgenannten Pflanze durch Umschnüren der Knospen hervorgerufen werden. Im letzteren Falle entstanden sogar Verbreiterungen an Stellen des Filamentes, wo solche normalerweise nicht vorkommen. Die letzten Befunde beweisen, daß die Verbreiterungen der Filamente und die Filamentleisten auch in normalen Blüten so wie in diesem Abschnitt (S. 136) bereits dargelegt wurde, d. h. durch den auf das Staubblatt infolge des Auftreffens seiner Spitze auf das geschlossene Knospendach entstehenden Längsdruck hervorgerufen werden. — Die Umkrempelung der Nagelränder durch die seitlichen Beutel, wie sie in der Einleitung

dieser Abhandlung (S. 66) dargestellt und in Prinz. etc. z. B. für *Raphanus sativus* und *Eruca sativa* genauer beschrieben ist, wurde neuerdings, nämlich an *Cardamine pratensis* und *C. silvatica*, beobachtet; daß sie bei schlanknageligen Blüten unterbleibt, wurde neuerdings, namentlich an *Matthiola incana*, festgestellt.

II. Über die Beeinflussbarkeit des Blühens und der Blühvorgänge.

I. Der Einfluß der Befruchtung.

Die ersten Erscheinungen der sog. „Postfloration" (Kirchner-Loew-Schröter (51), S. 22, Lindman (58) werden durch den Reiz der Bestäubung und der Befruchtung ausgelöst. Die bekanntesten Vorgänge dieser Art sind wohl die „karpotropischen Bewegungen" Hansgirg's (37, S. 11). Auf verschiedene Reaktionen der Bestäubung oder der Befruchtung hat Verf. in C. C. S. bei *Sedum alpestre* Vill., *rupestre* L., *album* L., *boreale* L., *Sempervivum Heuffelii Schott* und *Saxifraga Burseriana* L. hingewiesen. Auch A. Schulz erwähnte (83, S. 555) einen ähnlichen Fall bei *Geranium pussillum.* Neuerdings hat H. Fitting die postfloralen Reizerscheinungen bei den Orchideen näher untersucht (14, 15). Auch bei *Ribes* kommen, wie Verf. kürzlich (35) festgestellt hat, postflorale Reizerscheinungen vor.

Die postfloralen Vorgänge erstrecken sich bei den Phanerogamen auf alle Teile der Blüte und ihrer Umgebung: die Blütenteile verfärben sich, Kelch und Krone legen sich zurück oder fallen ab, Blüten- und Infloreszenzstiele, Deck- und Hüllblätter krümmen sich, gewisse Staubblatt- und Griffelbewegungen treten ein oder bleiben aus (vgl. C. C. S. und 35), die Blühdauer wird wohl auch verkürzt, die Narbe welkt und der Stempel verlängert sich und schwillt an. Bei verschiedenen Phanerogamen, so auch bei *Cardamine Chelidonia* und *Arabis Turrita* hat Sernander (101) Nektarausscheidung nach abgeschlossener Anthese konstatiert, über *Fuchsia globosa* vgl. Himmelbauer (45). Wie viel von diesen Vorgängen auf Bestäubungs- oder Befruchtungsreiz beruht, ist im Einzelnen noch unbekannt.

Bei den Cruciferen sind von den Erscheinungen der Postanthese (Epoche VII, vgl. S. 75, 127 u 129) jedenfalls die Nachstrekkung des Stempels und das frühzeitige, d. h. schon zu Anfang dieser Epoche oder noch früher erfolgende Welken der Narbe postflorale Reizerscheinungen, denn die Nachstreckung wird durch die Bestäubung, das frühzeitige Welken durch die erfolgte Befruchtung „induziert" —, nicht aber das Überleben der Narbe, denn dieses tritt gerade in nicht bestäubten Blüten ein. Daß dem so ist, soll nun durch einige Versuche an *Arabis albida* nachgewiesen werden. — Ob auch bei den Cruciferen noch weitere postflorale Erscheinungen vorkommen, ob z. B. das Abfallen des Perianths durch die Bestäubung oder die Befruchtung induziert wird, wurde nicht untersucht.

Die in den Jahren 1915 und 1916 untersuchten Stöcke von *Arabis albida* (vgl. S. 72 u. 106) wuchsen als Beeteinfassungen in

einem Garten beim Völkerschlachtdenkmal in Leipzig. Von den verschiedensten Stellen dieser Einfassungsstreifen waren schon im Jahre 1914 Teile von Stöcken entnommen und in Töpfe verpflanzt worden, in denen sie dann im folgenden Jahre zur Blüte kamen. Durch Kästen mit sehr zarten durchsichtigen Gazewänden gegen Insektenbesuch geschützt, wurden die Blüten dieser Stöcke teils künstlich mit Pollen eines anderen Stockes aus demselben Garten, teils mit eigenem Pollen, teils mit solchem aus Blüten desselben Stockes bestäubt. Die beiden letzteren Bestäubungen hatten keinen Fruchtansatz zur Folge, unter den gekreuzten Blüten beobachtete ich hie und da einige, deren Fruchtknoten sich in der Folge etwas verlängerten und vereinzelte anschwellende Samenanlagen erkennen ließen. Diese Entwicklung hörte aber nach einiger Zeit auf und die entstandenen Fruchtanlagen fielen dann ab. Im folgenden Jahre 1916 wurden diese Versuche mit demselben Ergebnis wiederholt. Eine größere Zahl von Blüten eines der Versuchsstöcke wurden aber diesmal sofort nach dem Entfalten der Krone mit dem Pollen eines aus der Schweiz eingeführten, also voraussichtlich nicht verwandten Stockes belegt. Der Fruchtansatz war zwar auch in diesem Falle kein vollständiger, aber ich erhielt immerhin von mehr als der Hälfte dieser Blüten normale Früchte, während aus den übrigen meist Fruchtanlagen von der Art der vorhin beschriebenen hervorgingen.

Die Leipziger Versuchspflanzen gehörten also jedenfalls einer selbststerilen Rasse an. Die eingezogenen Erkundigungen ergaben, daß alle durch vegetative Vermehrung aus einem einzigen Stocke, der vor einigen Jahren eingepflanzt worden war, hervorgegangen waren.

Im Garten selbst erzeugten im ersten Beobachtungsjahr nur etwa $^1/_5$, im zweiten kaum $^1/_{10}$ der vorhandenen Blüten normale Früchte. Daneben kamen, besonders im ersten Jahr, noch eine bedeutend größere Zahl von unvollkommenen, später abfallenden Fruchtanlagen, ähnlich den oben beschriebenen, vor. Aber auch bei dem geringen Prozentsatz der zur Ausbildung gelangten Früchte waren bei weitem nicht immer alle Samen entwickelt.

Diese Befunde weisen darauf hin, daß diese Blüten im Garten größtenteils untereinander bestäubt worden waren, daß aber in beschränktem Maße auch Blütenstaub einer fremden oder doch weniger stammverwandten Rasse, vermutlich aus irgend einem benachbarten Garten, von den Insekten herbeigebracht worden war. Der Unterschied des Ergebnisses beider Jahre dürfte auf den ungleichen Insektenbesuch zurückzuführen sein. Dieser war tatsächlich im zweiten Jahr spärlicher, wohl weniger wegen Witterungsunterschieden während der Blühzeit — diese waren nicht belangreich — sondern darum, weil die Stöcke im zweiten Jahr erheblich früher blühten.

In der großen Mehrzahl der Blüten blieben die Narben nach dem Entleeren des letzten Staubes, ja sogar nach dem Verwelken und Abfallen der Petala noch längere Zeit frisch und zeigte der Stempel jene charakteristische Nachstreckung, deren Ergebnis z. B. in

Abb. 35e auf S. 106 dargestellt ist. Ich beobachtete jedoch auch einzelne Blüten, deren Stempel sich zwar verlängerten, deren Narben aber trotzdem zugleich mit den Staubblättern verwelkten. Auch der umgekehrte Fall: überlebende Narben auf kurz bleibendem Stempel wurden festgestellt, und zwar besonders im zweiten Beobachtungsjahr ziemlich häufig. Dagegen fanden sich trotz langen Suchens keine Blüten, die weder überlebende Narben noch nachstreckende Stempel gezeigt hätten. — Zugleich mit der Nachstreckung trat übrigens eine schwärzliche Verfärbung des unteren Teils des Stempels ein, die sich später, wenn der Stempel wirklich befruchtet worden war, noch verstärkte.

Von den unter Gazekästen vor Insektenbesuch geschützten, im Übrigen unberührten Blüten zeigten merkwürdigerweise eine größere Zahl beide Erscheinungen, während die künstlich mit dem Staub der importierten Pflanze gekreuzten Blüten nur Nachstreckung, aber keine überlebenden Narben aufwiesen. Da ich vermutete, daß trotz der Abdrehung der inneren Staubblätter eigener Pollen auf die Narbe gelangt sein möchte, so führte ich znnächst folgenden Versuch aus:

Die Stempel eines unter Gazekasten besonders erschütterungs- und windfrei aufgestellten Stockes wurden unter gewissen Vorsichtsmaßregeln, die eine Berührung der Narbe mit den Antheren ausschlossen, herausgenommen und zwar zu verschiedenen Zeiten der Anthese, aber stets nach dem Öffnen der Beutel. Die mikroskopische Untersuchung der Narben dieser Blüten zeigte stets, daß schon am Anfang der Anthese einige Pollenkörner auf die Narbenpapillen der eigenen Blüten gelangt waren. Geitonogamie war bei diesen Blüten infolge ihrer gegenseitigen Stellung, die nötigenfalls künstlich fixiert wurde, ausgeschlossen.

Hierauf wurden nun in einigen Blüten eines unter Gazekasten stehenden Stockes unmittelbar nach dem Entfalten der Petala und vor dem Aufbrechen der Antheren der inneren Stamina ein sehr leichtes dünnwandiges Glasröhrchen über den Stempel gestülpt. Die so etwas beschwerten Blüten wurden mit kleinen Stativen, aus einem Glasstab mit Drahtklammer bestehend, festgehalten und diese Vorrichtung zugleich dazu benutzt, die Blüten so zu stellen, daß auch Geitonogamie ausgeschlossen war. In allen diesen (11, mißlungene Versuche abgerechnet) Blüten trat keine zweite Stempelstreckung ein, die Narbe überdauerte aber sehr lange.

Aus diesen Beobachtungen sind folgende Schlüsse zu ziehen, die unsere oben aufgestellten Behauptungen beweisen:

1. a. In unbestäubten Blüten überlebt die Narbe; der Stempel zeigt keine Nachstreckung.

b. Der Stempel dieser Blüten welkt bald nach Schluß der Anthese.

2. a. Die mit eigenem Pollen der Pollen desselben Stockes oder mit Blütenstaub verwandter Stöcke belegten Blüten zeigen sowohl überlebende Narben als Nachstreckung des Stempels.

b. Aus diesen Blüten entstehen die oben erwähnten, später abfallenden Fruchtanlagen.

3. a. In Blüten, die mit Pollen fremder Abkunft bestäubt wurden, überlebt die Narbe nicht, jedoch kommt Nachstreckung des Stempels auch in diesen Blüten vor.

b. Nur aus diesen Blüten entstanden normale Früchte.

Mit diesen Befunden an *Arabis albida* stimmen die entsprechenden Angaben unseren speziellen Teils über die Postanthese bei anderen Arten überein, so die Mitteilungen über *Cardamine pratensis* S. 100, die Angaben, daß bei *Draba aizoon* die Narbe überlebt, wenn die Insekten künstlich ferngehalten werden und daß die Stempel bei *Lepidium campestre* nur dann Nachstrekkung zeigten, wenn später aus der betreffenden Blüte eine Frucht hervorgeht (Bestäubung ohne darauffolgende Befruchtung kommt offenbar hier nicht oder selten vor). S. 127 u. 129 wurde bereits mitgeteilt, daß sowohl die Nachstreckung wie das Überdauern der Narbe immer nur in einem Teil der Blüten vorkommen; dort sind auch die sämtlichen Arten, bei welchen jeder der beiden Vorgänge im speziellen Teil dieser Arbeit festgestellt wurde, aufgezählt.

Eine Angabe über regelrechte Nachstreckung, verbunden mit Überleben der Narbe und sogar noch verstärkter Papillenbildung findet sich in C. C. S. bei *Aethionema coridifolium* D. C. (S. 5 und 6.)

Weitere Untersuchungen über die Postfloration der Cruciferen und andere Phanerogamenblüten durch Vergleich von unbestäubten mit befruchteten Blüten sind sehr erwünscht. Dabei sind nicht nur die Erscheinungen am Stempel, sondern auch das Welken, Abfallen und Schließen des Perianths, eventuelle „karpotropische" Bewegungen des Blütenstiels und dann besonders auch die Staubblatt- und Griffelbewegungen zu berücksichtigen. Meine früheren Erfahrungen an anderen Familien (35 und C. C. S., z. B. S. 91) lassen mich vermuten, daß auf diese Weise eine Reihe von Vorgängen, die man bisher in die Anthese einbezog und nur ökologisch betrachtete, als postflorale Reizerscheinungen erkannt und als solche der physikalischen (physiologischen) Forschung zugänglich gemacht würden.

2. Der Einfluß äußerer Faktoren.

a. Die Cruciferenblüte unter natürlichen Lebensbedingungen.

Abänderungen bei konstanten äußern Bedingungen. Im allgemeinen wird man stets eine größere Zahl von Blüten desselben Standortes gleichzeitig untersuchen. Beschränkt man sich dabei auf begrenzte Gebiete mit gleichartigen Belichtungs- und Bodenverhältnissen, so sind die Bedingungen, unter denen die verschiedenen Stöcke ihre Blüten anlegen und funktionieren lassen, ziemlich konstant. Es kommen alsdann kleine Differenzen in der

Länge der Blütenteile vor, die aber meist recht schwer feststellbar sind. [1]) Bedeutend sind nur die Unterschiede im Grad des Überlebens der Narbe und der Nachstreckung des Stempels, die aber ja hier nicht in Betracht kommen (vgl. S. 142 u. f.).

Abänderungen infolge wechselnder Bodenbeschaffenheit. Ich habe sehr viel Zeit darauf verwendet, solche in freier Natur festzustellen. Es gelang nur in einem Falle, nämlich bei *Cardamine pratensis:* Im April 1911 verglich ich verschiedene Standorte am Zürichberg und fand auf sehr sterilem Boden einige vereinzelt unter anderen Pflanzen *(Capsella, Sisymbrium, Chenopodium, Senecio vulgaris* etc.) wachsende Stöcke mit etwas kleineren Blüten, die meistens, wenn auch nicht immer, auffallend kurze, oft beinahe filamentlose äußere Stamina hatten. [2]) Am deutlichsten war diese Erscheinung an den obersten Blüten der Infloreszenzen. [3]) Diese Beobachtung stimmt mit einer Mitteilung Goebels (24, S. 750), der durch Kultur von *Sinapis arvensis* auf sehr sandigem Boden Blüten mit stark verkümmerten, fast ganz reduzierten äußeren Staubblätter erhielt.

Bei den Untersuchungen des folgenden Jahres 1912 hatte ich den Eindruck, daß an sumpfigen Standorten die Kronblätter von *Cardamine pratensis* besonders groß und namentlich besonders scharf gefaltet seien; Gewißheit erhielt ich aber hierüber nicht. Viel vergebliche Mühe wurde in diesem wie in anderen Jahren auch auf das Aufsuchen von Beziehungen zwischen Blütenfarbe und Untergrund verwendet. Die Variation der Blütenfarbe erstreckt sich zwar bei *Cardamine pratensis* vom reinsten Weiß bis zu Dunkelviolett. Auf Hochgebirgsstandorten sind, wie allgemein, so auch hier, intensive Farbtöne häufiger, die Farbenvariationen am selben Standort dürften aber ausschließlich auf dem Vorkommen zahlreicher verschiedener Rassen, die sich im Übrigen blütenbiologisch nicht unterscheiden, beruhen, ähnlich wie bei dem bekannten Beispiel der gelb- und rotblühenden Stöcke von *Saxifraga aizoides* L. [4])

Erste und letzte Blüten der Vegetationsperiode. Über Erstlingsblüten liegen keine eigenen Beobachtungen vor [5]),

---

[1]) Vgl. C. C. S.: *Cardamine trifolia* L., *Arabis alpina* L., *Draba repens* Bieb., *Aubretia Antilibani* Boiss., *A. columnae* Guss.

(Die Verweise auf die früheren Schriften des Verfassers und auf die übrige Literatur werden in diesem Abschnitt, um die Umsichtlichkeit des Textes nicht zu zerstören, möglichst in Anmerkungen gegeben.)

[2]) Um eine ähnliche herostyle Rasse dürfte es sich bei Abb. 21c in C. C. S. handeln; ich besitze darüber leider keine weiteren Notizen.

[3]) Daß die zuletzt gebildeten Endblüten am schlechtesten ernährt sind, ist längst bekannt, vgl. Goebel (20), S. 7 und Correns (9).

[4]) C. C. S. S. 75 und Goebel (26), S. 126.

[5]) Dagegen hat (Knuth II. 1. S. 123) Burkill bei *Capsella bursa pastoris* beobachtet, daß die bald nach der strengen Kälte im Januar und Februar 1895 aufblühenden Pflanzen der Yorkshire-Küste nur verkümmerte Staubblätter enthielten; erst Anfang April erschienen die Zwitterpflanzen. Auch Warnstorf bemerkt, daß in den ersten Blüten bei Ruppin häufig die Staubblätter verkümmern. — Vgl. auch den Wechsel im Zahlenverhältnis der weiblichen und zwitterigen Blüten von *Satureia hortensis* während einer Vegetationsperiode, den Correns (9) beschreibt.

dagegen verschiedene über Letzlingsblüten. Darunter sind in dieser Schrift nicht die letzten Blüten irgend eines Stockes, sondern die letzten in der betreffenden Vegetationsperiode überhaupt noch zur Entwicklung gelangten Blüten verstanden. Bei *Matthiola incana* besitzen diese Letzlinge sehr kurze äußere Staubblätter.[1]) Da diese letztere Erscheinung verschiedene andere Blütenmerkmale, namentlich die Blüteneingänge entwicklungsmechanisch beeinflußt (vgl. S. 139, 140), zeigen diese Letzlinge auch sonst starke Abweichungen von den normalen Blüten. In den Letzlingsblüten von *Raphanus sativus* sind die seitlichen Stamina sogar ganz filamentlos und öffnen sich überhaupt nicht mehr. In den Letzlingen von *Barbaraea vulgaris* und *Arabis albida* blieben sämtliche Staubfäden kurz, ebenso in denen von *Alyssum argenteum,* wo schließlich sogar die sämtlichen Antheren geschlossen blieben. Die Letztlingsblüten zeigen oft auch eine stärkere Variabilität in den Längenverhältnissen der Blütenteile.[2])

Refloration. Einzelne Beobachtungen sprechen dafür, daß auch bei Refloration, z. B. infolge großer Trockenheit[3]) Veränderungen blütenbiologischer Merkmale eintreten.

Abänderungen der Blüten in den verschiedenen Vegetationsperioden. Unsere Beobachtungen an Samendeszendenten von *Cheiranthus maritimus* und *Farsetia incana* und an den Blüten eines und desselben Stockes von *Arabis alpina* zeigen, daß kleine Abweichungen in den verschiedenen Vegetationsperioden vorkommen können. Die bei *Arabis alpina* beobachteten Abweichungen dürften auf nährstoffreicheren Boden zurückzuführen sein.

Abänderungen an demselben Stock bei wechselnder Witterung. Vereinzelt steht zunächst meine Beobachtung an *Biscutella laevigata,* die von Stäger bestätigt wurde. Hier liegt offenbar eine besonders intensive Beeinflussung vor. Ähnlich verhält es sich mit Stägers Beobachtungen an *Draba aizoides* und mit seiner Meldung vom Unterbleiben der Staubblattdrehungen von *Capsella* bei Regen. Lassen wir diese Beobachtungen zunächst außer Betracht, um erst später (S. 164) darauf zurückzukommen.

Dann läßt sich folgendes feststellen: Die Blüten öffnen sich meist in den Morgenstunden von 8 bis 9 Uhr. Die Blühdauer wechselt von Art zu Art stark. Neben „euephemeren" Arten (Hansgirg), deren Anthese höchstens einen Tag dauert, wie *Sisymbrium officinale* und zum Teil auch *Capsella bursa pastoris,* gibt es Arten, die bis 2 Tage *(Sinapis arvensis),* 2—3 Tage (*Car-*

[1]) Vgl. auch Prinz. etc. S. 26. Ebenso bei *Erysimum orientale* R. Br. Prinz. etc. S. 64.

[2]) Vgl. *Raphanus sativus* im Prinz. etc. S. 44.

[3]) Z. B. Magnin (66). Vgl. auch Kleb's „archegene" und „magene" Blüten (54) und die Beobachtungen von Gärtner an *Silene noctiflora,* die Goebel (24, S. 777 und 778) anführt, sowie das „verfrühte Blühen" (Nanismus), das nach Diels (11) auch bei Cruciferen, nämlich bei *Capsella bursa pastoris* und *Brassica nigra* vorkommt.

damine pratensis, Arabis albida) und länger (besonders langjährige Formen mit geschlossenem Kelch wie *Cheiranthus cheiri, Matthiola*) blühen. Weitere Zeitangaben finden sich im speziellen Teil bei *Erucastrum Pollichii, Crambe cordifolia, Thlaspi rotundifolia, Iberis sempervirens, Draba ciliata.* — Bei Regenwetter bleiben nun die Stamina länger frisch und der Staub haftet länger an den geöffneten Pollenfächern. Dadurch wird die gesamte Blütezeit oft beträchtlich verlängert (vgl. *Sinapis arvensis, Sisymbrium officinale, Cardamine pratensis*). Ferner bleiben bei Regenwetter die Staubblätter mancher Arten aufrecht stehen, so daß die Beutel den Narben dicht anliegen, die Kronblätter ebenfalls aufgerichtet oder sogar zusammengeneigt und zugleich etwas kleiner als in normalen Blüten. Am empfindlichsten reagieren in dieser Weise die allotropen Blüten (vgl. S. 130 u. 131), also die kurzröhrigen, mehr oder weniger offenen Blüten von der Art von *Cardamine hirsuta, Capsella, Lepidium, Thlaspi,* etwas weniger die hemitropen, wie *Cardamine pratensis* und *Arabis albida.* Bei den erstgenannten Arten bleibt die Krone bei Regenwetter halb oder ganz geschlossen, so daß man in einzelnen Fällen sogar von Pseudokleistogamie sprechen darf (vgl. S. 128), auch gehen, falls erst im Verlauf der Anthese Regenwetter eintritt, die Kron- und Staubblätter gegen Ende des Blühens zu. Bei hemitropen wurde die letztere Erscheinung nicht beobachtet, doch zeigt sich manchmal, z. B. bei den beiden zuletzt genannten Arten, auch noch eine beträchtliche Wetterabhängigkeit, indem die Petala, wenn von Anfang an schlechtes Wetter herrscht, mehr oder weniger geschlossen, die Blütenstiele etwas nickend bleiben. Nahezu unempfindlich scheinen die eutropen Blumen zu sein. So bleiben die Blüten von *Cheiranthus cheiri* und *Dentaria digitata* auch bei kaltem Regenwetter offen; ähnliches berichtet übrigens Fisch von *Zilla myagroides* und *Farsetia aegyptiaca.*[1])

Am empfindlichsten reagieren also bei den genannten Pflanzen die Kron- und Staubblätter, erstere durch Größe und Stellung, letztere nur durch ihre Stellung und durch etwas längeres Frischbleiben, nicht aber durch früheres oder späteres Reifen. Die Reifungszeit der Fortpflanzungsorgane wird im Allgemeinen (vgl. die Beobachtungen in Gundorf an *Cardamine pratensis*, S. 99) selbst bei stärkster Beeinflussung der Krone nicht oder kaum abgeändert.

---

[1]) Über Witterungseinflüsse bei Cruciferen vgl. ferner Prinz. etc.: *Sinapis alba, Sisymbrium officinale, Nasturtium officinale* R. Br., *Capsella bursa pastoris, Lepidium sativum, Thlaspi rotundifolium, Aethionema saxatile, Iberis, Alyssum argenteum,* ferner Arab.: *Arabis Cenisia* Reut., *Ludoviciana* C. A. Mey. und *arenosa Scop.*, endlich Knuth's Hand. II. 1: *Barbaraea vulgaris, Nasturtium officinale* und *amphibium* R. Br., *Cardamine pratensis, Arabis alpina L., bellidifolia* Scop. und *coerulea* Haenke.

Zahlreiche Angaben über die Einwirkung der Witterung auf Blüten anderer Phanorogamen finden sich in den neueren Schriften von A. Schulz (83—95) und Stäger (105, 106).

Von den Cruciferenbeobachtungen Stägers, die in den vorstehenden Einzelbeschreibungen alle wiederholt wurden, gehören nur diejenigen über *Arabis coerulea, Capsella* und *Draba aizoides* mit Sicherheit zum Thema „Witterungseinflüsse", bei *Biscutella laevigata, Hutchinsia alpina, Thlaspi rotundifolium* handelt es sich wohl teilweise um erblich fixierte Standortsmerkmale.

Zu so tiefgreifenden Einwirkungen reichen offenbar die bei Witterungswechseln gewöhnlich eintretenden Änderungen der äußeren Bedingungen nicht aus. — Ich hatte stets den Eindruck, daß die stärkste Witterungsreaktion: das Geschlossen- und Kleinbleiben der Krone mit dem Zusammenneigen der Staubblätter nicht etwa durch Feuchtigkeit oder Kälte, sondern durch die bei Regenwetter eintretende starke Verminderung der Lichtintensität hervorgerufen wird.

Tiefgreifendere Einwirkungen liegen dann bei der Praeanthese, die S. 128 bereits besprochen wurde, vor. Diese Erscheinung kommt auch nur bei lange andauerndem trübem und kaltem Regenwetter vor. Wir fanden sie bei *Capsella bursa pastoris, Thlaspi rotundifolium* und bei *Draba aizoon, aizoides, ciliata* und *incana*. Auch bei den entsprechenden Angaben über *Cardamine hirsuta* und *trifolia* handelt es sich vielleicht um diese Erscheinungen. [1]) Wenn das Wetter andauernd kalt und sehr trübe bleibt, so verharren die Blüten dauernd im Zustande der Praeanthese oder der Kelch weicht nur ganz wenig mehr auseinander. Die Staubblätter beginnen dann in dem beschriebenen verkürzten und eingebogenen Zustande zu funktionieren oder bleiben auch ganz geschlossen und verquellen infolge der Benetzung. In der Regel aber und namentlich bei Eintritt besserer Witterung öffnen sich solche Blüten später doch noch, Krone und Staubfäden verlängern sich, so daß erstere die Größe normaler fast ganz erreichen und die Staubblätter spreizen und brechen auf.

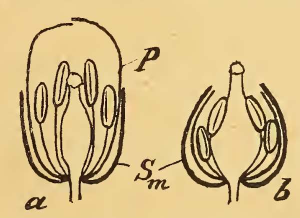


Abb. 49. *Capsella bursa pastoris*. *a* Normale Blüte am Ende von Ep. V. *b* Blüte mit Praeanthese um dieselbe Zeit.

Im Frühjahr und Sommer 1916 wurde diese Praeanthese bei andauernd trübem Regenwetter bei *Capsella bursa pastoris* neuerdings wiederholt beobachtet, und zwar an verschiedenen Thüringischen Standorten. Der Befund entsprach demjenigen Stägers, nur blieben die Blüten während der Praeanthese nicht ganz vollständig geschlossen, sondern die Krone ragte ganz wenig über den Kelch hervor. Die Blüten wurden nun mit normalen, d. h. während sonnigen Wetters aufgegangenen, welche diese Praeanthese nicht zeigten, verglichen. Auf Grund von Zeitmessungen von Beginn der Epoche IV ab wurde folgendes festgestellt: Es handelt sich bei dieser Praeanthese im Wesentlichen nicht etwa um eine

[1]) Nach CCS ebenso auch bei *Thlaspi rotundifolium, Draba lasiocarpa* Rchb., vielleicht auch bei *D. repens* Bieb. und *hirta* L.

Förderung des Stempels, sondern um eine Hemmung des Wachstums der Filamente und namentlich der Petalen und eine Entfaltungshemmung. Die beiden in unserer Abb. 49 dargestellten Blüten haben gleiches Alter, d. h. zu einer Zeit, wo die normale Blüte am Ende der Epoche V, also unmittelbar vor dem Entfalten steht, sind in der Blüte mit Praeanthese Petala und Filamente noch ganz kurz. Diese Hemmung des Kron- und Staubblattwachstums hat zur Folge, daß die Narbe sehr frühzeitig bloßgelegt wird, nämlich schon ungefähr um die Mitte der Epoche V, zu einer Zeit, wo diejenige der normalen Blüte noch ganz vom Krondach eingehüllt ist: Die Praeanthese umfaßt im Wesentlichen die Zeit der Epoche V, sie entsteht durch Bloßlegung der während dieser Zeit auch in normalen Blüten schon papillösen Narbe infolge Hemmung des Wachstums und der Entfaltung der Kronblätter und der Filamente. Immerhin zeigten die Blüten mit Praeanthese, wie unsere Abbildung erkennen läßt, auch einen absolut etwas längeren Stempel als die gleichaltrigen normalen Blüten, so daß also doch zugleich noch eine geringe Förderung des Stempels vorliegt.

Lokale Unterschiede im Blütenbau und im Verlauf der Anthese. Meldungen über lokale Blütenunterschiede der Cruciferen sind ganz besonders häufig. In den vorstehenden Einzelbeschreibungen finden sie sich bei *Erucastrum Pollichii* und *Sisymbrium officinale* (im Vergleich zu den entsprechenden Mitteilungen in Prinz. etc.), bei *Sinapis arvensis, Hugueninia tanacetifolia, Cardamine pratensis, trifolia* und *hirsuta, Dentaria digitata, Arabis albida, Biscutella laevigata, Capsella bursa pastoris, Thlaspi rotundifolium, Hutchinsia alpina, Alyssum saxatile* und *Lunaria rediviva.* Fast in allen Fällen, wo in Prinz. etc. und Arab. Beobachtungen von verschiedenen Standorten mitgeteilt sind, weichen die Befunde voneinander ab. [1]) Auch die in den Referaten von Knuth's Handbuch wiedergegebenen Beschreibungen unterscheiden sich in der Mehrzahl der Fälle mehr oder weniger voneinander und von den in den Schriften des Verf. und in den neueren Arbeiten von Kirchner (50) und Stäger (103—108) mitgeteilten Befunden.

Diese Unterschiede betreffen nun nicht mehr bloß die Vorgänge während der Anthese, Zuwachs und Entfaltung der Blütenteile sondern auch den Grad der Dichogamie und die Staublattdrehungen, dann aber besonders die eigentlich morphologischen Merkmale: den Grad der Medianhebung und den Nektarienbau, sowie die Blütengröße. Das sind Merkmale die an ein und demselben Standort auch bei wechselnder Witterung stets konstant bleiben. Alle Witterungseinflüsse, die wir im vorigen Abschnitt

[1]) Besonders starke lokale Unterschiede wurden in C. C. S, festgestellt bei *Nasturtium officinale* R. Br. und *Alyssum montanum,* in Prinz. etc. bei *Nasturtium officinale* und *Capsella bursa pastoris*, und in Arab. bei *Arabis bellidifolia* Jacq. und *arenosa* Scop., über die lokale Variabilität von *Lepidium* vgl. Thellung (107), von *Nasturtium palustre* vgl. Rickli (76), von *Arabis arenosa* vgl. Magnin (65), von *Capsella* vgl. Blaringhem und Vignier (6).

kennen lernten, bewegen sich jedenfalls in viel engeren Grenzen als die uns hier beschäftigenden lokalen Variationen. Dieser Umstand zusammen mit den verschiedenen Beobachtungen, die für Erblichkeit der Standortsmerkmale sprechen [1]), weist darauf hin, daß die letzteren größtenteils nicht im Verlaufe der beobachteten Generation durch äußere Einflüsse direkt entstanden sind, sondern bereits erblich fixierte Rassenmerkmale darstellen.

Auch die bei *Cardamine pratensis* und *Arabis albida* festgestellten heterostylen Formen dürften erblich fixiert sein. (Vgl. auch S. 130 u. 146.)

b. Künstlich hervorgerufene Änderungen.

Wenn wir von Versuchen wie denjenigen von Sachs (79) und Vöchting (110) über Lichtentzug, von Vöchting, Schwendener-Krabbe über die Einwirkung der Erdschwere, von Hansgirg (36, 37), Oltmanns, Pfeffer u. a. über die Beeinflussung des Öffnens und Schließens absehen, weil die eigentlich „blütenbiologischen" Merkmale bei ihnen nicht verfolgt wurden, so lieferte Knuth die ersten, allerdings spärlichen Angaben über künstliche Beeinflussung zwittriger Blüten. [2]) Er beobachtete nämlich im Jahre 1894 (Handb. II. 2. S. 407) an Blüten, die sich an abgeschnittenen und im Zimmer ins Wasser gestellten Zweigen von *Butomus umbellatus* L. entwickelt hatten, besonders starke Autogamie durch Pollenfall; 1896 stellte er dann (Handb. II. 1. S. 458) fest, daß aus Knospen der *Parnassia palustris* L., die bekanntlich im Freien sehr stark protandrisch blüht, wenn dieselben auf gleiche Weise im Zimmer zum Aufblühen gebracht wurden, rein homogame Blüten hervorgingen, die überdies die Staubblätter nicht mehr langsam nacheinander, sondern gleichzeitig entwickelten.

In seiner ersten Schrift (CCS) hat sodann Verf. verschiedene Fälle von künstlicher Beeinflussung des Blühverlaufes, namentlich

---

[1]) In Arab. wurde für *Arabis alpina* festgestellt, daß die lokalen Formen scharf geschieden sind und einzelne Beobachtungen sprachen dafür, daß ihre Merkmale erblich sind: Ein Exemplar, das 1909 von der Sulzfluh in meinen Garten in Zürich verpflanzt worden war, zeigte im April 1911 denselben Blütenbau wie früher am ursprünglichen Standorte. Die Form α, deren Blüten 1904 im Albulagebiet gezeichnet wurden, glich der 1876 von Hermann Müller in derselben Gegend untersuchten Form λ so sehr, daß es zweifelhaft erschien, ob diese beiden Formen überhaupt zu trennen seien. Endlich zeigten die Blüten der beiden nächstbenachbarten Standorte (Sulzfluh und Schafberg bei St. Antönien-Graubünden) genau denselben Blüten- und Drüsenbau.

[2]) Die Versuche über die Beeinflussung des Geschlechtsverhältnisses polygamer oder zur Polygamie neigender Pflanzen von Strasburger, Meehan, Ludwig, Correns (9) u. a. sind hier ebenfalls nicht berücksichtigt. Aus den spezifischen Wirkungen gewisser Agenzien auf polygame Gewächse dürfen wir jedenfalls nicht ohne Weiteres Schlüsse auf ihre Wirkung auf zwitterige Blüten ziehen, da diese weniger plastisch sind und vielleicht ganz anders reagieren (vgl. jedoch die Angaben von Correns (9), S. 143, über die Beeinflußbarkeit des Stempels von *Silene dichotoma*). Jedenfalls dürfte es sich, um den hier begonnenen Untersuchungen eine umgehemmte Entwicklung zu ermöglichen, empfehlen, vorerst noch keine Vergleiche mit jenen Versuchen zu ziehen.

bei Crassulaceen mitgeteilt. [1]) Das einfache Mittel des Abschneidens und Inwasserstellens knospentragender Sprosse wendete neuerdings (1913) Stäger (106) auch bei *Geranium Robertianum* L. mit Erfolg an.

In diesem Zusammenhang müssen nun noch einige Freilandbeobachtungen von Abänderungen des Blühvorganges durch wechselnde Witterung erwähnt werden, trotzdem diese die Bezeichnung Experiment selbstverständlich nicht verdienen, da ihnen das Charakteristikum des Experiments, die willkürliche Wahl der Agenzien durch künstliche Vorrichtungen, fehlt. Solche Beobachtungen liegen vor allen Dingen in den seit 1902 erschienenen Schriften von A. Schulz (vgl. Anmerkg. 1 S. 148) sowie in CCS. vor. [2])

Zu den wertvollsten Beiträgen dieser Art gehören die Schriften Stägers. Sie enthalten aber lediglich Beobachtungen von der Art der bisherigen: Wasserkulturen und Freilandbeobachtungen bei wechselnder Witterung. Dies gilt nicht nur von den in unserem speziellen Teil mehrfach zitierten Schriften Stägers, die Cruciferenbeobachtungen enthalten (103—105), sondern namentlich auch von seiner Schrift über *Geranium Robertianum* (106).

Hier muß nun ein Irrtum Stägers berichtigt werden, damit weiterhin keine Unklarheiten entstehen können. Der Autor erklärt nämlich in einer seiner neuesten Schriften (105), ich hätte in meinem Werk Prinz. etc. das „biologische Experiment“ gefordert und er hätte dasselbe in seiner Schrift über *Geranium Robertianum* zuerst angewendet. Nun befaßt sich das Werk Prinz. etc. gar nicht mit Beeinflußbarkeit der Blüten durch äußere Agenzien. Was ich dort forderte, nannte ich (S. 5) nicht „biologisches“ sondern „ökologisches“ Experiment. Ich verstand darunter Versuche, welche die Zweckmäßigkeit eines Merkmales nachweisen sollten. Solche Versuche, die mit dem hier behandelten Gegenstand gar nichts zu tun haben, hat, beiläufig gesagt, Stäger in der Tat zuerst ausgeführt (102), wie ich das auch in Prinz etc. bereits festgestellt habe. Die Versuche, die wir hier nun im Auge haben, könnte man im Gegensntz zu jenen physikalische oder

---

[1]) Abänderungen des Blühverlaufes durch Abschneiden und Inwasserstellen knospentragender Sprosse von *Sedum Telephium* L., *S. Eversii* Led. und *Sempervivum globiferum* L., ferner durch Versetzen von *Sedum album* L. und durch Verdunkeln von *S. Fabaria* Koch.

In der Zusammenfassung des die Cruciferen behandelnden Teils von CCS. (S. 37 und 38) wurden Witterungseinflüsse und lokale Abänderungen nicht getrennt. Darum gelangte ich dort zu der Vorstellung, daß die Cruciferenblüten überhaupt sehr abänderungsfähig seien, was nach S. 162 der vorliegenden Schrift in diesem Maße nicht zutrifft. — Die Einzelbeschreibungen jener erste nArbeit (CCS) haben ihren Wert als Beiträge zur Kenntnis der feineren Blühvorgänge bei den Cruciferen unvermindert bewahrt, die Schlußfolgerungen aber kann ich heute nur noch teilweise unterschreiben. Einmal wegen der erwähnten Vermischung von induzierten Abänderungen mit Standortsunterschieden. Dann aber auch wegen des teleologischen Standpunktes, von dem aus jene Folgerungen gezogen wurden. — Beide Mängel haften übrigens auch den sonst so wertvollen Untersuchungen Stägers an.

[2]) *Sedum alpestre* (S. 44) und *Sempervivum Wulfeni* (S. 55).

physiologische Blütenexperimente nennen. Daß Stäger für diese Versuche die Priorität nicht gebührt, geht aus den obigen historischen Mitteilungen hervor.

In den letzten Jahren habe ich nun weitere derartige physikalische Experimente an Cruciferenblüten ausgeführt. Wenn bei ihnen auch die zur Einwirkung gelangten Agenzien noch nicht völlig eindeutig bestimmt sind, so dürften diese Versuche doch den bisherigen und den vorliegenden Freilandbeobachtungen gegenüber einen erheblichen Fortschritt darstellen.

Cardamine pratensis L. An dieser Art wurden im Frühjahr 1911 die ersten einfachen Versuche ausgeführt. Das Material stammte vom „Rigiblick"-Zürich IV.

Zunächst wurden, um überhaupt eine Vorstellung von der Beeinflußbarkeit der Blüten zu gewinnen, abgeschnittene knospentragende Stengel ins Wasser gestellt. Die betreffenden Wassergläser standen neben den Kontrollpflanzen im Freien. — Die Blüten zeigten anfänglich keine Veränderungen. Erst die letzten, die sich an diesen abgeschnittenen Zweigen überhaupt noch öffneten, hatten verkürzte Stempel, die den Kelch nur wenig überragten.

Gleichzeitig wurden einzelne Topfexemplare von der Zeit der Blütenanlage an sehr feucht, andere sehr trocken gehalten. Mehrere Stöcke gingen ein. Soweit sich aber Blüten entwickelten, konnte kein Einfluß auf ihren Bau und ihre Funktion festgestellt werden.

Sodann wurden einzelne Topfexemplare mit Glasglocken bedeckt und zwar am natürlichen Standort, sodaß also die Versuchspflanzen mitten unter den Kontrollpflanzen standen. Die Glasglocken mußten hie und da gelüftet und zur Zeit der stärksten Sonnenbestrahlung ganz wenig beschattet werden, weil die Blüten sonst leicht geschädigt wurden. Trotzdem stieg die Temperatur im Innern der Glasglocke bis auf 35° C. Nachts wurde der ganze Apparat auf einen angewärmten Ofen gestellt, sodaß die Temperatur nie unter 20° C sank. An der Innenwand der Glasglocke war ein Filtrierpapierstreifen festgeklebt, der sich aus einem Teller, in dem Topf und Glasglocke standen, voll Wasser saugen konnte, sodaß die Luft unter der Glocke ständig mit Wasserdampf gesättigt war. Die Blüten dieser Stöcke öffneten sich zeitiger als normale, sodaß die Epoche V zu Gunsten der eigentlichen Anthese verkürzt war. Die Petalen falteten sich sehr scharf um und hatten ein auffallend frisches, turgeszentes Aussehen, waren aber verblaßt. Die Narbenpapillen bildeten sich trotz des frühzeitigen Beginnes der Anthese ebenso lange vor dem Öffnen wie in normalen Blüten, waren also zeitlich gefördert. Der Stempel war kräftiger, anfangs auch etwas länger als in normalen Blüten. Die Staubblätter hatten normale Länge, sie öffneten sich erst einige Zeit nach dem Entfalten, aber nur darum, weil dieses, wie bereits gemeldet, zeitlich vorgerückt war, sodaß also die Blüten etwas protogynisch dichogam waren. Am Schluß der Anthese verhielten sie sich wie normale, nur wurde Postanthese in allen festgestellt.

Einzelne Stöcke wurden unter übrigens möglichst normalen

Bedingungen im Dunkelschrank zum Blühen gebracht. Die Petala blieben anfangs halb, bei den später aufgegangenen Blüten ganz geschlossen. Sie wurden auch immer kleiner. Die anfangs ziemlich dunkle Blütenfarbe war schon bei den ersten Blüten heller, verblaßte dann aber nur langsam weiter bis zu völligem Weiß. Der Stempel zeigte in den ersten und folgenden Blüten normale Entwicklung, erst zuletzt wurde er merklich kürzer und erreichte in den letzten Blüten, die überhaupt noch zur Entwicklung gelangten, nicht einmal mehr die Länge des Kelches.

Weitere Versuche an *Cardamine pratensis* wurden im April und Mai 1916 ausgeführt. Die verwendeten Topfexemplare waren in Gundorf bei Leipzig ausgegraben worden. An diesem ursprünglichen Standort zeigten die Blüten der verschiedenen Stöcke keine bemerkbaren Abweichungen voneinander. Die Töpfe wurden auf die Mauerbrüstungen verschiedener Fenster im zweiten Stockwerk wo sie also von Bäumen nicht mehr beschattet waren, gestellt. Anordnung und Ergebnisse der Versuche gehen im Übrigen aus der nachfolgenden Zusammenstellung hervor.

	Reihenfolge des Aufblühens der Stöcke	Blütenfarbe	Länge der ausgewachs. Kronblätt. in mm	Stellung und Entfaltung der Kronblätter	Staubblätter	Stempel
1. W.-Fenster, von 12 h an direkte Sonne (2 Töpfe)	1 Blühen sehr rasch auf	Dunkelviolett	11—14	sehr scharf gefaltet (Platte senkrecht zur Längsachse der Blüte)	normal*)	normal
2. Von demselben W.-Fenster 2 m entfernt, keine direkte Sonne (3 Töpfe)	2	klein	10—11 anfangs sehr klein, Griff. ragt währ. der Epoche V a.d.Knosp. hervor	Während der Praeanthese aufrecht, später etwas geöffnet, schief aufrecht, nicht umgefaltet	normal	normal
3. O.-Fenster, direkte Sonne bis 11 h (3 Töpfe)	3	Hellviolett	15—17	Weniger scharf umgefaltet als bei 1	normal	normal
4. Von demselben O.-Fenster 2 m entfernt, keine direkte Sonne, noch weniger Licht als 2 (3 Töpfe)	4	weiß	10—11	Nicht umgefaltet, schief aufrecht bis halb geschlossen. Die letzten Blüten öffnen sich nicht mehr	Normal. Nur in den späteren u. letzten Blüten bleiben d. Antheren geschloss.	Normal. Nur in den letzten Blüten verkürzt od. normal reifend

*) d. h. mit den gleichzeitig zur Kontrolle beobachteten Freilandpflanzen übereinstimmend.

Bei Versuch 2 war also Praeanthese eingetreten und zwar lediglich durch Hemmung der Krone ohne Beeinflussung des Stem-

pels und auch ohne Verkürzung der Stamina. Der Stempel überragt ja die Stamina auch in normalen Blüten während der Epoche V (vgl. Diagramm von *Cardamine* S. 77), so daß das charakteristische Bild der Praeanthese: das starke Hervorragen des Stempels über Kron- und Staubblätter auch ohne Hemmung der letzteren möglich ist. Die Blüten des Versuches 2 öffneten sich also nach der Praeanthese nur ganz wenig. Hier wie bei Versuch 4 stäubten die Stamina in halb geschlossener Blüte zu normaler Zeit. Auffallend ist, daß bei Versuch 4 zwar die Krone auch stark gehemmt wurde, eine eigentliche Praeanthese aber doch nicht eintrat, trotzdem die Beleuchtungsstärke noch geringer war als bei 2.

Capsella bursa pastoris. Die Versuche wurden im Mai und Juni 1916 an Material von der Umgebung des Völkerschlachtdenkmals in Leipzig ausgeführt. Die Bedingungen: niedrige, mittlere und hohe Temperatur resp. Feuchtigkeit der Luft wurden in allen möglichen Kombinationen zur Einwirkung gebracht, also

		T	F
Versuch	1)	n	n
	2)	n	m
	3)	n	h
	4)	m	n
	5)	m	m
	6)	m	h
	7)	h	n
	8)	h	m
	9)	h	h

wobei T - Temperatur, F - Feuchtigkeit, n - niedrige, m - mittlere, h - hohe Temperatur resp. Feuchtigkeit bedeutet.

Zur Ausführung diente der in Abb. 50 dargestellte Apparat. Der obere Teil desselben ist ein doppelwandiger Glaskasten mit Holzrahmengestell. Er ist vom untern, einem doppelwandigen Zinkblechgefäß, abhebbar. Durch Öffnen des Korkpfropfens L und des Türchens T kann gelüftet werden. Wenn sich die Glaswände beschlagen, erfolgt das Ablesen des Hygrometers H durch Öffnen des Türchens. Das Stabthermometer Th ist in dem Korkpfropfen, durch den es geführt ist, verschiebbar, sodaß es hoch und tief gestellt werden kann. — Zur Erzeugung niedriger Temperatur wurde der Raum zwischen den Wänden der Blechwanne mit geschrotetem Eis und Eiswasser gefüllt; von Zeit zu Zeit wurde die Füllung durch die Abflußöffnung A entfernt und bei der Füllöffnung F ersetzt. In die an der Decke des Glaskastens angebrachte Schale kam ein Kältegemisch KM aus Eis und Kochsalz. Fil sind Filzunterlagen zur Verhinderung einer allzu starken Abkühlung der Wurzeln durch Leitung. — Zur Erzeugung hoher Temperaturen wurde die auf Backsteinen ruhende Blechwanne von unten erwärmt. — Wenn man die zweite, an der Decke des Glaskastens hängende Schale und, falls nötig, auch die auf dem Boden der Blechwanne stehende Schale ganz mit getrockneten Holzspänen oder Chlorcalcium (Trockengemisch TM) füllt und eine allzu starke

Wasserdampfabgabe aus der feuchten Erde der Töpfe durch Aufsetzen von Filzplatten verhindert, so erhält man mittlere Feuchtigkeitsgrade von 50—75%. — Um größere Feuchtigkeiten zu erhalten, ersetzt man die Trockenmischung durch feuchte Schwämme und besprengt die Innenwände des Glaskastens durch

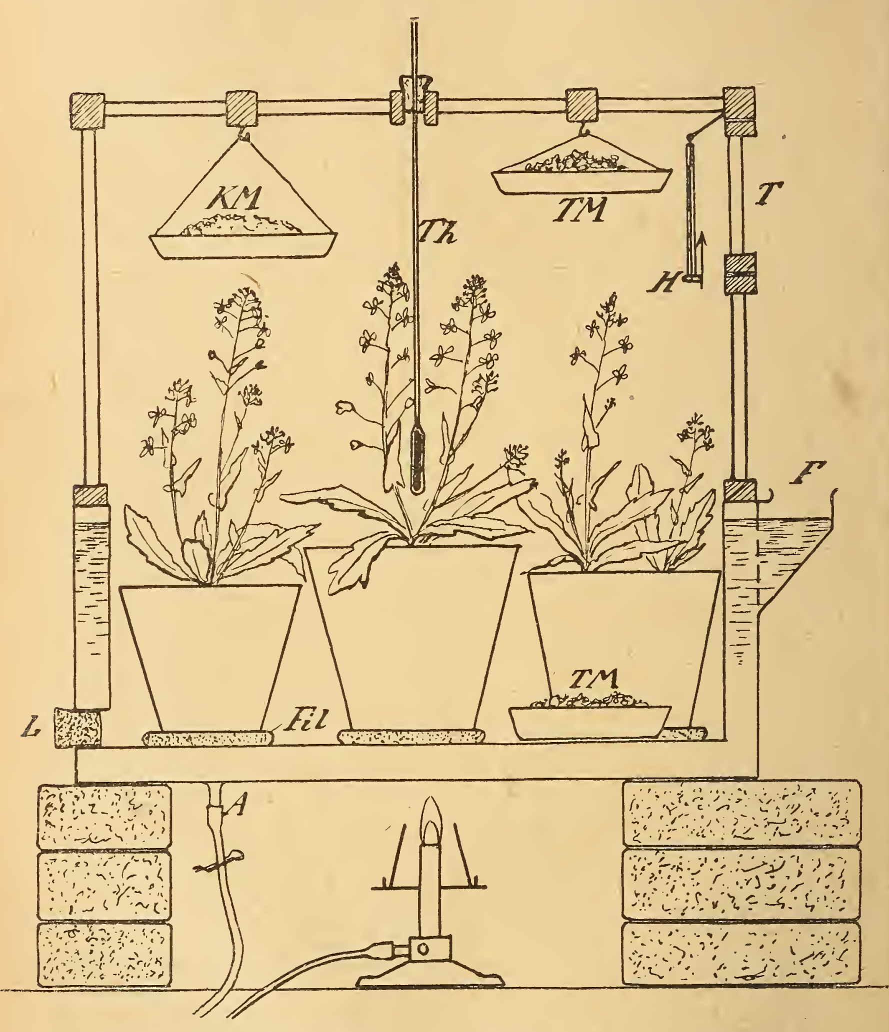


Abb. 50. Apparat zur willkürlichen Beeinflussung von Blüten durch Temperatur und Feuchtigkeit der Luft. Erklärung im Text.

das Türchen mit einem Zerstäuber von Zeit zu Zeit mit Wasser. Für niedrige Feuchtigkeiten eignet sich dieser Apparat nicht, weil die Erde der Pflanzentöpfe doch zu viel Wasserdampf abgibt und der Luftraum auch zu groß ist. Für diese Zwecke wurde daher der in Abb. dargestellte kleinere Apparat verwendet, der allerdings

nur eine Topfpflanze zu beobachten gestattet und weniger bequem zu handhaben ist. Ich verwendete hier überdies, um die Luft durch Transpiration aus den oberirdischen Teilen der Pflanze nicht zu sehr zu befeuchten, möglichst schwach beblätterte Versuchspflanzen. Durch eine Öffnung im Boden der Blechwanne wurden die oberirdischen Teile derselben durchgeführt, die Öffnung nachher mit Baumwollwatte gut verschlossen. Der obere Teil des Appa-

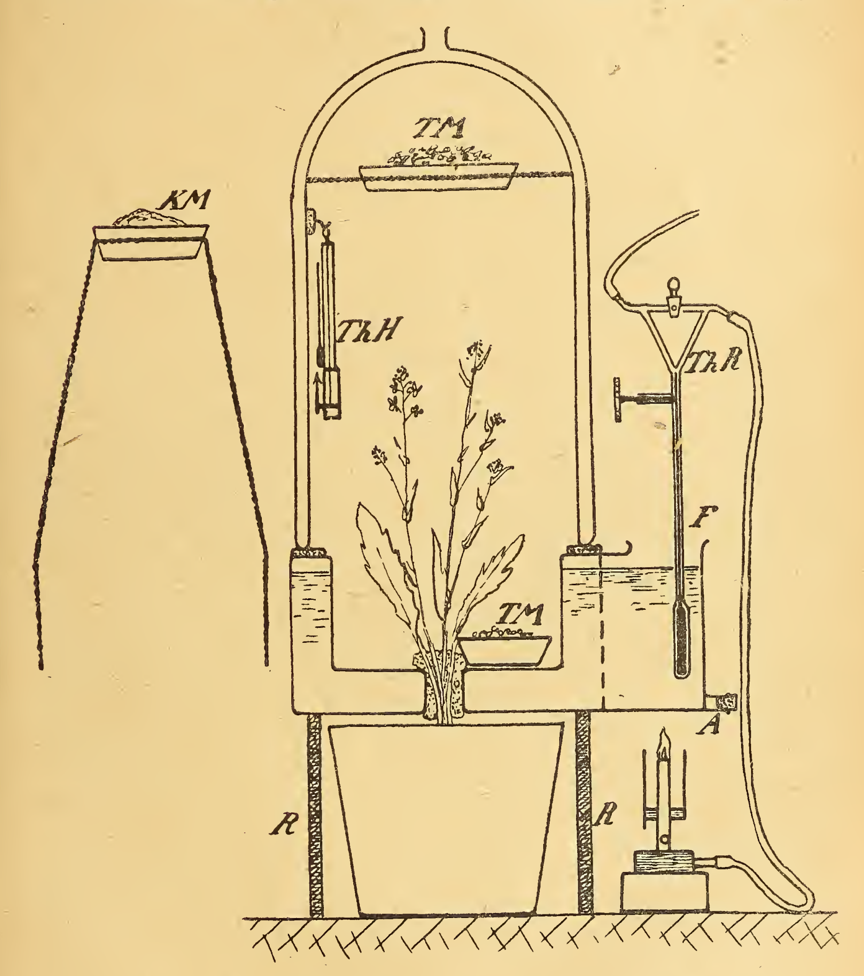


Abb. 51. Apparat zur willkürlichen Beeinflussung von Blüten durch Temperatur und Feuchtigkeit der Luft. Erklärung im Text.

rates ist eine doppelwandige Glasglocke. Die Erwärmung erfolgte durch einen Mikrobrenner; zur Konstanthaltung der Temperatur erwies sich in diesem Falle wegen der geringen Menge des Heizwassers ein Thermoregulator als wünschenswert. — Zur Erzeugung niedriger Temperatur wurde die Blechwanne wie beim vo-

rigen Apparat gekühlt und und außerdem eine Schale mit Eis-Kochsalz-Kältemischung auf einen hohen Dreifuß dicht unter die obere Chlorcalciumschale gebracht. — Zur Austrocknung wurde hier ganz frisches. öfter gewechseltes Chlorcalcium verwendet. — Die Erde in den Töpfen wurde bei diesen Versuchen, wie auch bei den vorigen, mäßig feucht gehalten.

Der größere Apparat wurde für die Versuche 2, 3, 8, 9 verwendet, ebenso für Versuch 6, jedoch wurde in diesem Falle die Blechwanne weggelassen, also Glasgehäuse und Versuchspflanze direkt auf den Tisch gestellt. Versuch 1 und 7 wurden mit dem kleineren Apparat, Versuch 4 ebenfalls mit diesem, jedoch ohne die Blechwanne ausgeführt.

Da im größeren Apparat auch die Töpfe mit Erde und Wurzelwerk unter der Einwirkung der betreffenden Agenzien standen, wurde einer dieser Versuche, nämlich Versuch 9, auch noch einmal im kleineren Apparat ausgeführt. Das Ergebnis unterschied sich nicht merklich von dem im größeren Apparat erzielten, was mit den vorhin (S. 146) mitgeteilten, an *Cardamine* gemachten Erfahrungen über die geringe Einwirkung der Bodenfaktoren übereinstimmt.

Die Versuche wurden auf einer Nordost-Veranda ausgeführt. Die direkte Sonne fiel nur morgens etwa eine halbe Stunde auf die Apparate. Bei Versuch 1—3 wurden die Apparate ganz gegen direkte Bestrahlung geschützt. Während des ganzen Tages aber waren die Versuchspflanzen kräftigem diffusem Tageslicht ausgesetzt. Unter T_m und F_m verstehen wir die um diese Jahreszeit im Freien herrschenden Bedingungen. Es ergaben die alle zwei Stunden vorgenommenen Messungen folgende Werte:

T (in ° C)	F (Feuchtigkeitsgrad, d. h. Feuchtigkeitsgehalt in % der Sättigungsmenge)
n = 4—8	n = 20—33
m = ca. 15	m = 50—75
h = 28—36 (im kleineren Apparat konstant 28)	h = 97—100

Sämtliche Versuche begannen, wenn noch alle Blüten geschlossen, die frühesten am Ende der Epoche V angekommen waren. Die Einwirkungen waren bei den zuerst aufgegangenen Blüten gering, bei den folgenden immer stärker. — Die Ergebnisse waren folgende:

Versuch 1. T n F n. Nur etwa die Hälfte der vorhandenen Knospen gelangten, sehr stark verzögert, zur Entwicklung. Die anderen starben ab. Anthese stark verkürzt. Krone nur wenig geöffnet. Alle Blütenteile, namentlich die Petalen, waren kleiner als normal. Nur die Staubblätter waren recht lang, die Beutel der inneren meist deutlich gedreht. Die Antheren öffneten sich unmittelbar beim Entfalten der Krone, schließlich schon in der Knospe.

Versuch 2. T n F m. Blühen der Stöcke verzögert. Ebenfalls kleine Blüten. Krone nicht ganz geöffnet. Staubblätter nicht

verlängert und nicht gedreht. Zeitliches Verhältnis der Staubblätter und Stempel normal.

Versuch 3. Tn und Fh. Das Blühen der Stöcke war ebenfalls stark verzögert. Die letzten Blüten starben ab. Die Anthese war etwas verlängert. Blütengröße geringer als normal. Die Stempel waren auffallend kräftig und frühzeitig entwickelt, sodaß sie, trotzdem die Petala im Wachstum nicht zurückblieben (wie bei der Praeanthese, vgl. S. 149), die Knospen durchbrachen. Die Staubblätter blieben immer etwas kürzer als in normalen Blüten und begannen namentlich viel später zu funktionieren, so daß die Blüten stark protogynisch dichogam waren, in den letzten Blüten öffneten sich die Beutel gar nicht mehr. Keine Staubblattdrehung.

Versuch 4. Tm Fn. Die Anthese war stark verkürzt. Petalen etwas kleiner als in normalen Blüten. Die Staubbeutel entließen auch in diesem Falle den Pollen früher als in normalen Blüten. Äußere Staubblätter fast gleich lang wie die inneren. Die letzteren zeigten schwache Drehungen. Sonst normal.

Versuch 5. Tm Fm. In diesem Falle wie in allen folgenden hatten die Blüten normale Größe. Sie verhielten sich in diesem Falle auch sonst wie normale, d. h. wie die zur Kontrolle gleichzeitig untersuchten Blüten der Freilandpflanzen.

Versuch 6. Tm Fh. Die Anthese war beträchtlich, meist auf die doppelte Zeit verlängert. Petala stark verlängert. Die Stempel sahen, ähnlich wie bei Versuch 3, überernährt aus und waren ebenfalls frühzeitiger papillös als in normalen Blüten. Die Staubblätter öffneten sich eher noch später, sehr oft gar nicht mehr, waren aber kaum verkürzt. Übrige Merkmale normal.

Versuch 7. Th Fn. Nur die ersten Blüten gelangten zur Entwicklung. Die Anthese verlief sehr rasch. Die Staubblätter waren relativ lang und zeigten starke Drehungen. Das Stäuben war sehr stark beschleunigt: es begann schon in jüngeren Knospen, sogar vor dem Reifen der Narbe. Im übrigen keine Veränderungen.

Versuch 8. Th Fn. Petala etwas größer als normal. Innere und äußere Stamina begannen gleichzeitig zu stäuben und zwar meist schon vor dem Entfalten der Krone. Der Pollen fiel bald ab, so daß die ganze Anthese etwas verkürzt war. Einige der letzten Blüten gelangten nicht mehr zur Entwicklung.

Versuch 9. Th und Fh. Die späteren Blüten gelangten alle nicht mehr zur Entwicklung. Die Anthese, namentlich die Funktion der Staubblätter, dauerte länger als in normalen Blüten, da der Staub lange Zeit in dichten Haufen an den Pollenfächern haften blieb. Das Stäuben setzte aber zu gleicher Zeit ein wie in normalen Blüten. Die Narbe wurde schon in sehr jungen Knospen reif. Der Stempel war von Anfang an länger und stärker. In einzelnen Blüten war der letzgenannte Unterschied sehr beträchtlich. Kronblätter auffallend turgeszent und scharf gefaltet.

Bei Versuch 7—9 war das Blühen der Stöcke mehr oder weniger stark beschleunigt.

Unter Anthese (Epoche VI) ist auch hier (vgl. S. 74) stets die Zeit bis zur Entleerung des letzten Staubes verstanden.

Die Erscheinungen der Postanthese: Nachstreckung des Stempels und Überleben der Narbe, wurden in den meisten Fällen beobachtet. Vereinzelte Blüten setzten Früchte an, die aber, da die Stöcke durch die Versuche stark gelitten hatten, bald abfielen. Die gleichzeitig im Freien beobachteten Kontrollblüten verhielten sich wie die 1914 untersuchten (vgl. S. 111), nur waren die inneren Staubblätter zuletzt fast immer von gleicher Länge wie der Stempel. Die Petala waren bei kräftigem diffusem Tageslicht kräftig gespreizt, aber nicht scharf umgefaltet.

Die Blüten von *Capsella* sind jedenfalls stärker beeinflußbar als diejenigen von *Cardamine.* Niedrige Temperatur hemmt vor allem die Entwicklung, hält also das Blühen zurück und verlängert das Knospenleben. Sie hat ferner Kleinbleiben sämtlicher Blütenteile, namentlich der Petalen zur Folge und verringert auch den Grad des Öffnens. Sie wirkt aber nicht so stark in diesem Sinne auf die Krone ein wie Lichtentzug. Hohe Temperatur beschleunigt das Blühen der Stöcke. — Das Stäuben und damit die ganze Dauer der Anthese wird durch Lufttrockenheit etwas verkürzt, durch Feuchtigkeit stark verlängert. Feuchtigkeit bewirkt, ähnlich wie bei *Cardamine,* scharfes Umfalten der Petala.

Von besonderem Interesse sind die Einwirkungen auf Stempel und Staubblätter, weil diese Blütenteile durch die schwächeren Einwirkungen des natürlichen Witterungswechsels, wie wir oben gesehen haben, kaum beeinflußt werden. Förderung und Hemmung der Entwicklung, also der Reifezeit und des Wachstums der beiden Organe lassen sich nach unseren Versuchen nicht trennen. Bei den Staubblättern wird mehr die Reifezeit, beim Stempel mehr die Länge und Dicke des Organs beeinflußt. Bezeichnen wir die in diesem Sinne verstandene Förderung mit + (sehr starke Forderung mit ++), Hemmung mit —, so gelangen wir zu folgendem Ergebnis:

		T	F	♂	♀
Versuch	1	n	n	+	0
	2	n	m	0	0
	3	n	h	—	+
	4	m	n	+	0
	5	m	m	0	0
	6	m	h	—	+
	7	h	n	++	0
	8	h	m	+	0
	9	h	h	0	+

Aubrietia purpurea. Versuche mit hoher Feuchtigkeit und Temperatur nach Art der gleichzeitig an *Cardamine pratensis* ausgeführten ergaben sehr geringe Einwirkungen, die kaum stärker waren als die geringen individuellen Abänderungen der Stöcke, die aus Samen gemischter Herkunft gezogen worden waren.

Cheiranthus maritimus. Auch an dieser Pflanze wurden gleichzeitig wie an voriger ähnliche Versuche ausgeführt. Versuchs- und Kontrollpflanzen waren hier aus Samen derselben Mutterpflanze hervorgegangen und zeigten sehr geringe individuelle blütenbiologische Variation. Trotzdem konnte auch hier kein Einfluß der zur Einwirkung gebrachten Agenzien festgestellt werden. Nur die Blütenfarbe verblaßte trotz normaler Belichtung etwas. [1])

Matthiola incana. Auch hier wurden, und zwar Ende April 1912, Versuche wie bei voriger Art ausgeführt, die ebenfalls ergebnislos blieben.

Cheiranthus cheiri. Topfexemplare dieser Spezies wurden im Mai 1915, als die frühesten Blüten sich etwa in der Entwicklungsepoche IV befanden, in eine halbdunkle Ecke eines einfenstrigen Nordzimmers gebracht. Die wenigen Blüten, die sich entwickelten, zeigten auffallend kräftige, namentlich längere Stempel mit sehr starken Papillen. Die Petala waren etwas kleiner als normal und öffneten sich nicht völlig. Ihr kräftiges Karminrot war schon in den ersten Blüten einer blaßgelben Färbung gewichen. Als ich die Stöcke, nachdem sie längere Zeit an der beschriebenen Stelle geblieben, wieder in den Garten ans volle Sonnenlicht verbrachte, waren die ersten alsdann aufgehenden Blüten sofort wieder gefärbt, aber nicht karminrot wie die früheren, sondern leuchtend zinnoberrot. Die erwähnte Förderung des Stempels behielten sie bei.

Die Erde von Topfpflanzen derselben Art wurde sehr trocken resp. feucht gehalten. Diese Einflüsse blieben ganz wirkungslos.

Crambe cordifolia. Im Juni 1915 wurden abgeschnittene Blütenzweige im Garten in Wasser gestellt. Zuerst etwas längere und früher reifende Stempel. Die zuletzt zur Entfaltung gelangten Blüten zeigten diese Förderung des Stempels nicht mehr, dafür etwas verkürzte Kron- und Staubblätter. Die Belichtung war nicht schwächer als in den gleichzeitig untersuchten Kontrollblüten.

Es wurden ferner einzelne Zweige der Blütenstände bis zur Grenze des Möglichen tortiert, um den Saftstrom zu den Blüten zu ändern. Keine Wirkung. Auch das Abschneiden des größten Teils der Infloreszenz hatte auf das Blühen der wenigen übriggebliebenen Blüten keinen Einfluß.

Im Juni 1916 wurden Zweigstücke mit wenig entwickelten Knospen (Epoche II—III) ca. 10 Stunden in Kochsalzlösung gebadet. Keine Einwirkung auf die später sich entfaltenden Blüten.

c. Zusammenfassung: Die Beeinflußbarkeit der Cruciferenblüten.

1. Die im vorigen Abschnitt *b* mitgeteilten Experimente ergeben, sowohl untereinander als auch mit den Freilandbeobachtun-

[1]) Vgl. die entsprechende Angabe bei *Cardamine.* Der Einfluß anderer Faktoren als des Lichtes auf die Blütenfarbe wurde hier nicht weiter berücksichtigt, vgl. darüber Goebel (25), S. 126 u. f., (23) S. 728, (24) S. 775 und Klebs (54).

gen des vorangegangenen Abschnittes a verglichen, im Wesentlichen völlig gleichsinnige Resultate.

2. Die Beeinflußbarkeit der Cruciferenblüten durch äußere Faktoren ist ziemlich eng begrenzt. Schon die Versuche mit abgeschnittenen und ins Wasser gestellten Blütenzweigen bestätigten das. Sie hatten zwar im Gegensatz zu den entsprechenden Versuchen an *Ribes* (Verf. 35) einige Wirkung, doch war dieselbe bedeutend schwächere als bei den Crassulaceen, über die ich an einigen Stellen von C. C. S.[1]) berichtete. Neuerdings habe ich übrigens weitere derartige Versuche an Crassulaceen, ferner an kleinblütigen *Campanul*arten und an Compositen ausgeführt und selbst bei den beiden letzteren noch eine bedeutend größere Plastizität festgestellt, als bei den Cruciferen:[2]) Sogar die protandrischen Einzelblüten der mächtigen Sonnenblumenscheibe werden, wenn man letztere ins Wasser stellt, homogam bis protogynisch dichogam.

3. Alle künstlich erzielbaren Abänderungen betreffen nur die Blühzeit und Funktionsdauer der Fortpflanzungsorgane. Die morphologischen Verhältnisse, wie Medianhebung und Drüsenbau usw., bleiben unverändert. Die Effekte bleiben also immer noch hinter manchen Abänderungen, die oben als lokale Unterschiede festgestellt wurden, zurück. Dies beweist neuerdings, daß letztere großenteils erblich fixierte Rassemerkmale sind.

4. Am größten ist die Empfindlichkeit bei allotropen Formen, geringer bei hemitropen, am geringsten bei eutropen (vgl. S. 148).

5. Mangelhafte Ernährung (steriler Boden, Erstlings- und Letztlingsblüten usw.) hatte im Freien spezifischen Einfluß (Verkümmern der Stamina, namentlich der äußeren), künstliche Veränderung der Bodenbeschaffenheit war dagegen ohne Wirkung. Bodenfaktoren wirken also offenbar schwächer als die direkt an der Blüte angreifenden Kräfte (Belichtung, Temperatur und Feuchtigkeit der Luft.) Darum waren wohl auch die Ergebnisse der intensifsten Eingriffs, des Abschneidens und Inwasserstellens knospentragender Sprosse so gering.

6) Die augenfälligste Wirkung hat der Belichtungswechsel. Er wirkt jedoch bei den Cruciferen, ebenso wie nach Stäger (106, S. 15) auch bei *Geranium Robertianum*, nur auf Krone und Staubblätter, indem Lichtentzug Verkleinerung der Petala und geringeres Spreizen der Kron- und Staubblätter nebst Verblassen der Blütenfarbe bewirkte. Die blütenbiologisch wichtigsten Vorgänge, die Reifungszeit der Fortpflanzungsorgane und den Grad der Dichogamie beeinflußt dieser Faktor im Allgemeinen nicht (vgl. hier-

---

[1]) Vgl. Anmerkg. 1 auf S. 152 dieser Schrift.

[2]) Die Blüten sind bei den Phanerogamen überhaupt bekanntlich weniger variabel als die Vegetationsorgane, vgl. Goebel (26) S. 125. Um so auffallender sind die sehr starken Unterschiede in der Dichogamie zwischen den einzelnen Blüten derselben Infloreszenz, wie sie Verf. (29) bei den Dipsaceen festgestellt hat. Doch handelt es sich hier ebenso wie bei Umbelliferen und bei manchen Sileneen und Labiaten um Pflanzen, die zur Polygamie neigen; vgl. hierüber Anmerk. auf S. 152, Anm. 2.

über insbesondere die Beobachtungen und Versuche an *Cardamine pratensis* S. 100 und 153.) Nur bei *Cheiranthus cheiri* hatte Verdunklung eine Vergrößerung des Stempels zur Folge. [1])

7. Stäger stellt (106, S. 15) als Ergebnis seiner Versuche an *Geranium Robertianum* fest, „daß relativ hohe Temperaturen mit geringem Feuchtigkeitsgehalt der Luft das frühe Stäuben der Antheren veranlassen, während relativ niedrige Temperaturen mit hohem Prozentsatz an Luftfeuchtigkeit das Stäuben der Antheren (oft um Tage) verzögern, das Wachstum der Narbenschenkel aber begünstigen." Dieses Resultat trifft, wie aus unserer obigen Zusammenstellung der Versuchsergebnisse an *Capsella bursa pastoris* hervorgeht, im allgemeinen auch für diese zu. Im einzelnen aber dürften die Verhältnisse für die Cruciferen doch komplizierter sein, als dies Stäger für *Geranium Robertianum* annimmt. Vorausgesetzt, daß das Resultat gleichzeitiger Einwirkung von Lufttemperatur und Luftfeuchtigkeit einfach durch Summierung ihrer Einzelwirkungen zustande kommt, daß also fördernde Wirkung des einen dieser Faktoren und hemmende Wirkung des andern zusammen die Wirkung 0 ergeben, so würden aus unserer obigen Zusammenfassung der Versuche an *Capsella* die folgenden Einzelwirkungen von Lufttemperatur und Luftfeuchtigkeit hervorgehen:

		♂	♀
T	n	0	0
„	m	0	0
„	h	+	0
F	n	+	0
„	m	0	0
„	h	—	+

Über die Einwirkung von Temperatur und Luftfeuchtigkeit auf die Blühzeit der Stöcke, auf die Dauer der Anthese und auf Größe und Öffnungsgrad der Krone vgl. oben (S. 148).

8. Temperatur und Feuchtigkeit der Luft wirken erst, wenn sie hoch dosiert angewendet werden, wie dies unter natürlichen Verhältnissen in der Regel nicht mehr vorkommt. Darum finden wir die charakteristischen Wirkungen dieser Agenzien nur bei vereinzelten Freilandbeobachtungen, wo offenbar tiefergreifende Witterungseinflüsse vorliegen.

Es sind dies die Beobachtungen an *Biscutella laevigata*, die oben (S. 147) zunächst zurückgestellt wurden. Sie stimmen mit den *Capsella*-Versuchen überein, wenn man annimmt, daß bei ihnen niedrige Temperatur und niedrige Feuchtigkeit vorlagen (Versuch 1). Ersteres ist sicher, letzteres sehr wohl möglich, die *Biscutella*-Pflanzen hatten nämlich vorher tagelang im Regen gestanden und wurden nun sofort nach Eintritt besserer Witterung, bei stark windigem Wetter, wieder beobachtet. Die Luftfeuchtigkeit war somit, namentlich im Vergleich zur unmittelbar vorangegangenen

[1]) Vöchting stellte (110) fest, daß Lichtentzug bei *Mimulus Tilingi* die Staubblätter stärker beeinflußt als den Stempel.

Zeit, sicher recht niedrig. Bestimmte Angaben hierüber liegen aber nicht vor und so können diese Einflüsse, ebenso wie die ähnlichen, oben ebenfalls zurückgestellten Angaben Stägers über Witterungseinflüsse auf *Capsella* und *Draba aizoides* nicht genau bestimmt werden. Jedenfalls liegen hier, im Gegensatz zu den übrigen Witterungsvariationen der Cruciferenblüten, die so sehr viel häufiger sind, nicht Belichtungseinflüsse vor, sondern es dürfte sich namentlich um Einwirkung der Temperatur und Feuchtigkeit der Luft handeln, die in diesem Falle das Maß des Gewöhnlichen überschreiten.

Auch die Erscheinung der Praeanthese kann durch Lichteinfluß allein nicht erklärt werden. Sie besteht zwar hauptsächlich in einer Wachstums- und Entfaltungshemmung der Krone, die eine Folge der Verdunklung ist. Aber bei den Freilandbeobachtungen wurde auch eine Verkürzung der Filamente und eine geringe Förderung des Stempels festgestellt. Das würde genau dem *Capsella*-Versuch 3 entsprechen, und tatsächlich sind auch die Witterungsverhältnisse, unter denen die Praeanthese im Freien beobachtet wurde, diejenigen des *Capsella*-Versuchs 3, nur daß bei der Praeanthese eben Verdunklung hinzukommt.

d. Über den Anteil der äußeren Einflüsse im Entstehen der jahreszeitlichen und lokalen Unterschiede.

Die Einflüsse der Witterung sind ja im allgemeinen geringer und vor allem weniger andauernd, als die bei unseren künstlichen Versuchen zur Anwendung gebrachten. Immerhin sinkt z. B. nach Föhnsturm nach Christ (8, S. 125) in den nördlichen Alpentälern der Feuchtigkeitsgrad von 70—80 bis auf 24%. Es wäre zu untersuchen, ob Blüten, die während Föhnperioden aufbrechen, Abänderungen zeigen.

Andauernd und während viel längeren Zeiträumen wirken dagegen die jahreszeitlichen Klimaunterschiede. Auch sind sie immerhin bedeutend genug. Das gilt nicht nur für die Temperatur, sondern auch für den Feuchtigkeitsgrad der Luft. Dieser ist im Herbst und im zeitigen Frühjahr viel größer als im Sommer und namentlich auch seine Tagesschwankungen sind im Frühjahr und Herbst viel größer, so daß eine Beeinflussung der allotropen Cruciferenblüten sehr wohl möglich wäre. Stäger (106, S. 14 und 105, S. 314) weist darauf hin, daß die Herbstblüten von *Geranium Robertianum* stärker protogynisch sind als die im Sommer entstandenen; ich habe beim Vergleich der Literatur und meiner Untersuchungen verschiedenster Familien den Eindruck gewonnen, daß auch im Frühling Protogynie viel häufiger ist als im Sommer. Das würde den Bedingungen unserer *Capsella*-Versuche 3 und 6: niedrige und mittlere Temperaturhöhe und hohe Luftfeuchtigkeit entsprechen.

Auch die örtlichen klimatischen Unterschiede wirken andauernd und gleichmäßig auf die Pflanzen ein. Ein Teil der

oben festgestellten lokalen Variationen der Cruciferenblüten wird also sicher doch durch direkte klimatische Einflüsse bewirkt. — Sehr extremen Witterungsverhältnissen sind insbesondere die Hochgebirgspflanzen ausgesetzt. Ihre Kronen sind im allgemeinen, trotzdem, wie die Versuche an *Capsella* zeigten, die Kälte die Petala verkleinert, nicht kleiner als bei den Ebenenpflanzen (Bonnier 7); die Wirkung der niedrigen Lufttemperatur wird also offenbar durch die starke Bestrahlung kompensiert. Bekannt ist die Zunahme der Intensität der Blütenfarbe mit steigender Höhe. (Bonnier, vgl. auch Verf. 31, S. 723 u. f.)

Aus Stägers Mitteilungen (105, S. 314) und meinen eigenen Befunden, sowohl den in dieser Schrift als in meinen früheren Arbeiten niedergelegten, läßt sich nachweisen, daß Hochgebirgspflanzen, namentlich die Blüten der „Schneetälchenflora" (Schröter 80, S. 493 u. f.) sehr häufig protogynisch, oft sehr stark protogynisch dichogan sind. Dies würde wiederum mit unserem *Capsella*-Versuch 3 übereinstimmen. Im übrigen kann die spezifische Wirkung des Hochgebirsgklimas auf Bau und Funktion der Blüten trotz der großen Zahl von Beobachtungen ein und derselben Pflanze auf verschiedener Meereshöhe zur Zeit noch nicht festgestellt werden, weil eben nicht feststeht, wieviel von jenen Beobachtungen auf Rechnung des Vorkommens erblich fixierter Standortrassen zu setzen ist. — Sicher festzustellen ist ferner auch, daß die Hochgebirgspflanzen durch die Witterung leichter beeinflußbar sind. Dies kommt zum Teil daher, weil im Hochgebirge die allotropen Blütenformen häufiger sind (vgl. Verf. 31, S. 697), zum Teil aber auch daher, weil wirklich eine und dieselbe Art im Hochgebirge plastischer ist als im Tiefland, entsprechend den stärkeren Witterungsschwankungen (vgl. Stäger 103, S. 18).

e. Ziele der weiteren Forschung.

Zweifellos bleiben auf dem hier behandelten, im übrigen noch kaum bearbeiteten Gebiete der Blütenforschung noch dankbare Aufgaben zu lösen. Zunächst wären zahlreiche Versuche an Pflanzen möglichst verschiedener Familien unter Verwendung verschiedenartiger Agenzien, auch solcher, die in der freien Natur nicht vorkommen, wie Radiumbestrahlung der Knospe, erforderlich, um überhaupt einmal die Empfindlichkeit der verschiedenen Familien und die Variationsbreite derselben festzustellen. Damit wären Beobachtungen an verschiedenen Blüten derselben Art zu verschiedenen Jahreszeiten, an Erstlings- und Letzlingsblüten desselben Stockes, bei Refloration u. s. w. zu verbinden, wobei allerdings zu berücksichtigen wäre, daß hier nicht nur direkte äußere Einflüsse auf die Blüte, sondern auch verschiedene Ernährungsverhältnisse gegeben sind. Dann wäre die Wirkung von Agenzien, welche direkt auf die Blüte treffen, im Vergleich zu solchen, welche auf die ganze Pflanze, also auf die Blüte nur mittelbar einwirken, festzustellen. Sachs (79) hat seinerzeit bei Beobachtungen des Lichteinflusses auf Größe und Färbung der Krone diese Trennung durchgeführt.

Bei der direkten Einwirkung würde sodann zu bestimmen sein, in welcher Zeit der Entwicklung die Blüten am empfindlichsten sind, ähnlich wie dies Klebs (52, 54) bei *Sempervivum* für die die Blütenbildung anregenden Faktoren durchgeführt hat. Endlich würde es sich darum handeln, die spezifische Wirkung der einzelnen Faktoren: Eigenschaften des Bodens, namentlich Einfluß gewisser das Blühen fördernder Nährsalze, Temperatur und Feuchtigkeitsgehalt der Luft, Licht und andere Strahlungen, direkt auf die Knospen einwirkende chemische Agenzien u. s. w. zu bestimmen. Die Cruciferen, die für entwicklungsmechanische Versuche so sehr dankbar sind, dürften sich wegen ihrer ziemlich geringen Plastizität für Versuche über äußere Beeinflußbarkeit weniger eignen, als diejenigen mancher anderer Familien, z. B. der Caryophyllaceen, der Crassulaceen und Saxifragaceen, Geraniaceen und der Labiaten, vielleicht auch der Campanulaceen, Dipsaceen und Compositen.

Verzeichnis der benutzten und zitierten Literatur.

1. Baumgartner, P., Untersuchungen an Bananenblüten. (Beih. z. botan. Centralbl. Abt. I. Bd. XXX. 1913. S. 237—368.)
2. Bayer, A., Beiträge zur systematischen Gliederung der Cruciferen. (Beih. z. Botan. Centralbl. Abt. II. Bd. XVIII. 1903. S. 119 u. f.)
3. Beauverd, G., Plantes nouvelles et critiques de la flore du Bassin du Rhone. (Bull. Soc. botan. Genève. Sér. II. T. III. 1911. p. 297—339.)
4. — Contributions à la flore de l'Afrique australe. (Bull. Soc. botan. Genève.) I. Diagnoses d'Espèces nouvelles. (T. V. 1913. S. 325—328.)
5. — — II. Les nectaires des Heliophila. (T. VI. 1914. S. 127—133.)
6. Blaringhem et Vignier, Une nouvelle espèce de Bourse à Pasteur, *Capsella Vignieri* Blar. (Compt. rend. Acad. Sc. Par. 1910. p. 988—991; Refer. Botan. Centralbl. Bd. XXXII. S. 227.)
7. Bonnier, Recherches sur l'adaptation des plantes au climat alpin. 1895.
8. Christ, H., Das Pflanzenleben der Schweiz. Zürich 1879.
9. Correns, C., Zur Kenntnis der Geschlechtsformen polygamer Blütenpflanzen und ihrer Beeinflußbarkeit. (Pringsh. Jahrb. Bd. XLIV. 1907. S. 124—176.)
10. — Selbststerilität und Individualstoffe. (Festschr. z. 84. Vers. deutsch. Naturf. u. Ärzte. S. 186—217. München 1912.)
11. Diels, L., Jugendformen und Blütenreife. Berlin 1906.
12. Engler, A., Über monströse Blüten von *Barbaraea vulgaris*. (Flora. Bd. XXX. 1872. S. 449 u. f.)
13. Fisch, E., Beiträge zur Blütenbiologie. (Bibl. Botan. Heft 48. 1899.)
14. Fitting, H., Die Beeinflussung der Orchideenblüten durch die Bestäubung und durch andere Umstände. (Zeitschr. f. Botan. Bd. I. 1909. S. 1—86.)
15. — Weitere entwicklungsphysiologische Untersuchungen an Orchideenblüten. (Zeitschr. f. Botan. Bd. II. 1910. S. 225—267.)
16. — Untersuchungen über die vorzeitige Entblätterung von Blüten. (Pringsh. Jahrb. Bd. XLIX. 1911. S. 187 u. f.)
17. Frank, Über die Entwicklung einiger Blüten. (Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. X. 1876.)

18. Fritsch, K., Blütenbiologische Untersuchungen verschiedener Pflanzen der Flora von Steiermark. (Mitt. d. naturw. Ver. f. Steiermark. 1905. S. 267—282.) [Angaben über *Alyssum*.]
19. — Untersuchungen über die Bestäubungsverhältnisse südeuropäischer Pflanzenarten, insbesondere solcher aus dem österreichischen Küstenlande. II. (Sitzgsber. d. Akad. d. Wiss. Wien, math.-naturw. Kl. CXXII. 1913. Abt. I.)
20. Goebel, K., Über die gegenseitigen Beziehungen der Pflanzenorgane. Berlin 1880.
21. — Zur Entwicklungsgeschichte einiger Infloreszenzen. (Pringsh. Jahrb. Bd. XIV.)
22. — Beiträge zur Kenntnis der gefüllten Büten. (Pringsh. Jahrb. Bd. XVII. 1886. S. 207—296.)
23. — Organographie der Pflanzen. Jena 1898—1901.
24. — Die kleistogamen Blüten u. die Anpassungstheorien. (Biolog. Zentralbl. Bd. XXIV. 1904. S. 673—697, 737—753, 769—787.)
25. — Zur Biologie von *Cardamine pratensis*. (Biolog. Zentralbl. Bd. XXVI. 1907. S. 481—489.)
26. — Einleitung in die experimentelle Morphologie der Pflanzen. Leipzig u. Berlin 1908.
27. — Über Sexualdimorphismus bei Pflanzen. (Biolog. Zentralbl. Bd. XXX. S. 20—22.)
28. Günthart, A., Beiträge zur Blütenbiologie der Cruciferen, Crassulaceen und der Gattung *Saxifraga* (C. C. S.). (Bibl. Botan. Heft 58. 1902.)
29. — Beiträge zur Blütenbiologie der Dipsaceen. (Flora. Bd. XCIII. 1904. S. 199 – 250.)
30. — Die „zweckmäßigen“ Abänderungen der Alpenblumen. (Schweizer. Lehrerztg. 1906. S. 121—124.)
31. — Die Blütenbiologie der Alpenflora. (In Schröter, Pflanzenleben der Alpen. S. 675—729. Zürich 1908.)
32. — Prinzipien der physikalisch-kausalen Blütenbiologie in ihrer Anwendung auf Bau und Entstehung des Blütenapparates der Cruciferen (Prinz. etc.). Jena 1910. (Ref. in Lotsy, Vorträge. III. 1. S. 195 u. 917—922.)
33. — Beitrag zu einer blütenbiologischen Monographie der Gattung *Arabis* (Arab.). (Bibl. Botan. Heft 77. 1912.)
34. — Über die bei der Blütenbildung wirkenden mechanischen Faktoren. (Vortrag, Vers. deutsch. Naturf. u. Ärzte. Wien 1913; Die Naturwissenschaft. 1913. S. 1147—1151 u. 1167—1169.)
35. — Über die Blüten und das Blühen der Gattung *Ribes*. (Ber. d. deutsch. botan. Ges. Bd. XXXIII. 1915. S. 75—91.)
36. Hansgirg, Phytodynam. Unters. (Sitzgsber. böhm. Ges. Wiss. 1889.)
37. — Physiologische und phykophytologische Untersuchungen. Prag 1893. (Ref. Botan. Jahrb. 1893. I. S. 346.)
38. Hayek, A. von, Entwurf eines Cruciferen-Systems auf phylogenetischer Grundlage. (Beih. z. Botan. Centralbl. Abt. I. XXVII. 1911. S. 127—335.)
39. Heußer, K., Die Entwicklung der generativen Organe von *Himantoglossum hircinum*. (Beih. z. Botan. Centralbl. Bd. XXXII. 1915. S. 218—277.)
40. Holtermann, C., Schwendeners Vorlesungen über mechanische Probleme der Botanik. Leipzig 1909.

41. Hildebrand, F., Vergleichende Untersuchungen über die Saftdrüsen der Cruciferen. (Pringsh. Jahrb. Bd. XII. 1881. S. 10—48; Ref. in Knuths Handb. II. 1. S. 77—80.)
42. — Umwandlung der Blütenblätter in Staubgefäße bei *Cardamine pratensis*. (Botan. Centralbl. Bd. VI. 1881.)
43. — Einige biologische Beobachtungen. I. Über Selbststerilität bei einigen Cruciferen. (Ber. d. deutsch. botan. Ges. Bd. XIV. 1896. S. 324—327.)
44. — Über Blütenveränderungen bei *Cardamine pratensis* und *Digitalis ferruginea*. I. *Cardamine pratensis*. (Ber. d. deutsch. botan. Ges. Bd. XXVIII. 1910. S. 296—299.)
45. Himmelbaur, W., Das Nachblühen von *Fuchsia globosa*. (Österr. botan. Zeitschr. Bd. LX. 1910. S. 324—431.)
46. Jordan, Die Stellung der Honigblätter und der Befruchtungswerkzeuge in in den Blumen. (Flora. Bd. LXIX. 1886. Ref. Botan. Centralbl. Bd. XXVIII. 1886. S. 68 u. f.)
47. Jost, L., Über die Selbststerilität einiger Blüten. VI. *Cardamine pratensis*. (Botan. Ztg. 1907. Heft 5 und 6. S. 97.)
48. Kerner von Marilaun, A., Pflanzenleben. 2. Aufl. II. Leipzig und Wien 1898.
49. Kirchner, O., Beiträge zur Biologie der Blüten. Stuttgart 1891.
50. — Mitteilungen über die Bestäubungseinrichtungen d. Blüten. (Jahresh. d. Ver. f. vaterl. Naturk. in Württbg. I. 1900. S. 347—384.)
51. — Loew, E. u. Schröter, C., Lebensgeschichte der Flora Mitteleuropas. I. Liefrg. 1. Stuttgart 1904.
52. Klebs, G., Willkürliche Entwicklungsänderungen. Jena 1903.
53. — Probleme der Entwicklung. (Biolog. Zentralbl. XXIV. 1904. Nr. 8 u. 9, 14—19.)
54. — Über Variation der Blüten. (Pringsh. Jahrb. Bd. XLII. 1905. S. 321—357.)
55. Klein, J., Der Bau der Cruciferenblüte auf anatomischer Grundlage. (Ber. d. deutsch. botan. Ges. XII. 1894. S. 18 u. f.)
56. Knuth, P., Handbuch der Blütenbiologie I. u. II, 1. Leipzig 1898.
57. Kny, Einfluß von Zug und Druck auf die Scheidewände in sich teilender Pflanzenzellen. (Pringsh. Jahrb. XXXVII. 1901. S. 55—101.)
58. Lindeman, Om postflorationen och des betydelse såsom skydsmedel för fruktanlaget. (Sved. Vet. Ak. Handb. Stockholm 1884.)
59. Loew, E., Beobachtungen über den Blumenbesuch von Insekten an Freilandpflanzen des botanischen Gartens zu Berlin. (Jahrb. botan. Gart. Berlin. III. 1884. und IV. 1886.)
60. — Beiträge zur blütenbiologischen Statistik. (Abh. d. botan. Ver. Brandenburg. XXXI. 1890.)
61. — Kleistogamie bei *Stellaria pallida* Piré. (Abh. d. botan. Ver. Prov. Brandenburg. XLI. 1899. S. 169—183.)
62. — Bemerkungen zu W. Burcks Abhandlung über die Mutation als Ursache der Kleistogamie. (Biolog. Zentralbl. XXVI. 1906. S. 129—143, 161—180, 193—199.)
63. Lotsy, J. P., Vorträge über botanische Stammesgeschichte. III. Jena 1911.
64. Ludwig, F., Über Kleistogamie von *Cardamine chenopodifolia* etc. (Verh. Bot. Ver. Brandenburg. XXVI. 1884. S. 19 u. 20.)

65. Magnin, A., Remarques sur diverses plantes des Monts Jura. I. *Arabis arenosa* Scop. (Ann. Soc. botan. Lyon. 1892.)
66. — Note sur les floraisons anormales observées en automne 1893. (Ann. Soc. botan. Lyon 1894.)
67. Mohl, H. v., Einige Beobachtungen über dimorphe Blüten. (Botan. Zeitg XXI. S. 309.)
68. Müller, H., Einige tatsächliche u. theoretische Bemerkungen zu F. Hildebrands vergleichenden Untersuchungen über die Saftdrüsen der Cruciferen (41). (Pringsh. Jahrb. XII. 1881. S. 161 u. f.)
69. — Die Alpenblumen, ihre Befruchtung durch Insekten u. ihre Anpassungen an dieselben. Leipzig 1881.
70. Murbeck, Sv., Über die Baumechanik bei Änderungen im Zahlenverhältnis der Blüte. (Lunds universitets årsskrift. N. F. Afd. 2. Bd. XI. Nr. 3. Lund 1916.)
71. Payer, J., Organogénie comparée de la fleur. 1857.
72. Penzig, O., Pflanzenteratologie. I. Genua 1890.
73. Porsch, O., Die deszendenztheoretische Bedeutung sprunghafter Blütenvariationen. (Zeitschr. f. indukt. Abstgslehre. I. 1908.)
74. Prantl, K., Cruciferen. (In Engler u. Prantl, Natürl. Pflanzenfam. IV. III. 2. S. 145 u. f.) [Vgl. Arab., S. 7 u. 8.]
75. Raciborski, M., Die Schutzvorrichtungen der Blütenknospen. (Flora. LXXXI. 1895. S. 151—194.)
76. Rickli, H., Die Anthropochoren und der Formenkreis des *Narturtium palustre* D. C. (Ber. d. Zürch. botan. Ges. VIII. 1901—03.)
77. Roux, der Kampf der Teile im Organismus. Leipzig 1881.
78. Sachs, J., Vorlesungen über Pflanzenphysiologie. Leipzig 1882.
79. — Wirkung des Lichtes auf die Blütenbildung unter Vermittlung des Laubblattes. (Botan. Ztg. LXV. S. 117 u. f.)
80. Schröter, C., Pflanzenleben der Alpen. Zürich 1908.
81. Schüepp, O., Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Schmetterlingsblüte. (Beih. z. Botan. Centralbl. Abt. I. XXVIII. 1911.)
82. Schultz, O. E., Monographie der Gattung *Cardamine*. (Englers bot. Jahrb. XXXII. 1904. S. 280 u. f.)
83. Schulz, A., Beiträge z. Kenntnis d. Blühens einheimischer Phanerogamen. I. *Geranium*. (Ber. d. deutsch. botan. Ges. XX. 1902. S. 526—556.)
84. — — II. *Scleranthus*. (a. a. O. XX. 1902. S. 580—591.)
85. — — III. *Spergularia* und *Spergula*. (a. a. O. XXI. 1903. S. 119—129.)
86. — — IV. *Saponaria officinalis* L. (a. a. O. XXII. 1904. S. 490—501.)
87. — — V. *Hypericum*. (a. a. O. XXII. 1905. S. 580—590.)
88. — — VI. *Anthriscus silvestris* (L.) und *A. vulgaris* Pers. (a. a. O. XXIII. 1905. S. 18—29.
89. — — VII. *Nigella arvensis* L. (a. a. O. XXIII. 1905. S. 297—309.)
90. — — VIII. *Herniaria glabra* L. (a. a. O. XXIII. 1905. S. 310—313.)
91. — — IX. *Arenaria serpyllifolia* und *Moehringia trinerva* (L.). (a. a. O. XXIV. 1906. S. 372—381.)
92. — Das Blühen der einheimischen Arten der Gattung *Melandrium*. (Beih. z. Botan. Centralbl. Abt. I. XVIII. 1905. S. 287—318.)

93. Schulz, A., Das Blühen von *Silene Otites* (L.). (Beih. z. Botan. Centralbl. Abt. I. XVIII. 1905. S. 433—446.)
94. — Das Blühen von *Stellaria pallida* (Dum.). (Ber. d. deutsch. botan. Ges. XXIV. 1906. S. 245—255.)
95. — Die Bewegungen der Staubgefäße und Griffel sowie der Perianthblätter der einheimischen Alsinaceen-Arten während des Blühens. (Ber. d. deutsch. botan. Ges. XXIV. 1906. S. 303—316.)
96. Schumann, K., Neue Untersuchungen über den Blütenanschluß. Leipzig 1890.
97. Schweidler, J. H., Die systematische Bedeutung der Eiweiß- oder Myrosinzellen der Cruciferen. (Ber. d. deutsch. botan. Ges. XXIII. 1905. S. 274 u. f.)
98. — Die Eiweiß- oder Myrosinzellen der Gattung *Arabis* L. (Beih. z. Botan. Centralbl. XXIV. 1910. S. 422 u. f.)
99. — Grundtypus der Cruciferennektarien. (Ber. d. deutsch. bot. Ges. XXVIII. 1911. S. 524—533.)
100. Scotti, L., Contribuzioni alla biologia fiorale delle „Rhoeodales". (Annali di Botanica. XI. 1913. S. 1—182.) [Enthält, obwohl nach Prinz etc. und Arab. erschienen, nur Referate von C. C. S. und anderer älterer Literatur.]
101. Sernander, Über postflorale Nektarien. (Botan. Studies tillägnade Kjellmann. 1906.)
102. Stäger, R., Studien über die „Saftdecke" der Labiaten. (Natur u. Offenb. XLVII. 1901.)
103. — Selbstbestäubung infolge Wechsels der physikalischen Bedingungen. (Natur u. Offenb. LVI. 1910. S. 13—20.)
104. — Die blütenbiologischen Abänderungen bei *Thlaspi rotundifolium*. (Beih. z. Botan. Centralbl. Abt. I. Bd. XXX. 1913. S. 16—23.)
105. — Beobachtungen über das Blühen einheimischer Phanerogamen. (Beih. z. Botan. Centralbl. Abt. II. Bd. XXXI. 1913. S. 281—321.)
106. — Das Blühen von *Geranium Robertianum* unter dem Einfluß veränderter physikalischer Bedingungen. (Beih. z. Botan. Centralbl. Abt. I. Bd. XXX. 1913. S. 1—16.)
107. Thellung, A., Die Gattung *Lepidium* (L.) R. Br. (Neue Denkschr. d. allg. schweiz. Ges. f. d. ges. Naturw. XLI, 1. 1906.)
108. Velenovský, J., Über die Honigdrüsen der Cruciferen [Tschechisch]. (Abh. d. böhm. Ges. d. Wiss. VI. 2. 1883; Ref. in Knuths Handb. II. 1. S. 77—80 und in Schweidler, Der Grundtypus der Cruciferennektarien (99) S. 525 u. f.)
109. Vöchting, H., Über Blütenanomalien. Statistische, morphologische u. experimentelle Untersuchungen. (Pringsh. Jahrb. XXXI. 1898. S. 391—510.)
110. — Über den Einfluß des Lichts auf Gestaltung und Anlage der Blüten. (Pringsh. Jahrb. XXV. 1893. S. 149—208.)
111. Wretschko, Beitrag zur Entwicklungsgeschichte der Cruciferenblüte. (Sitzber. d. Akad. d. Wiss. Wien. LVIII. 1868. S. 211 u. f.)

Die Erzeugung von Fett in den Pflanzen, Fett in der Hefe.

Von

Th. Bokorny.

Das Pflanzenreich ist der ursprüngliche Erzeuger von Fett. Denn nur die grüne Pflanze vermag organische Stoffe wie Fett, Eiweiß, Kohlehydrate aus Kohlensäure zu fabrizieren, während die Tiere bloß aus schon fertiger organischer Nahrung Fett in ihrem Inneren ansammeln.

Man kann das Pflanzenfett durch seinen nie fehlenden Phytosteringehalt von dem Tierfett unterscheiden; die tierischen Fette enthalten diesen Stoff (einen hochmolekularen aromatischen Alkohol) nicht, weisen dafür aber stets etwas Cholesterin auf.

Wir ersehen aus diesem kleinen Umstand, daß der Stoffwechsel im Tier einen anderen Verlauf nimmt als in der Pflanze, wenn auch die Fettstoffe beider im Großen und Ganzen übereinstimmen.

Im Pflanzenreich sind Ansammlungen von Fett, also hochprozentige Fettvorkommnisse, sehr verbreitet.

Sogar die Hefe soll manchmal Fett speichern.

Die gegenwärtig viel erörterte Fetthefe, von der man sich eine teilweise Deckung des inländischen Ölbedarfes erhofft, ist eine Hefe, welche durch besondere Ernährung und wohl auch durch spezifische Veranlagung zur Fettproduktion reicher an Fett ist als die Hefe sonst zu sein pflegt.

Der Fettgehalt der Hefe beträgt meist 2—5 Proz. der Trockensubstanz, nur ausnahmsweise steigt derselbe bis 10 sogar 20 Proz., und in einzelnen Fällen, bei sehr alten Hefen und bei Involutionsformen hat man bis 50 Proz. Fett in der Trockensubstanz vorgefunden.

Die alten Hefen sind praktisch von keiner Bedeutung; denn man kann eine Hefe nicht 10—15 Jahr (z. B. in Bier liegend) alt werden lassen, um dann daraus das Fett zu gewinnen.

Es gibt natürlich verschiedene Wege, um zu einer fettreichen Hefe zu gelangen. Hier sei nur angedeutet, daß zur Fettbildung in normaler Hefe 1) Sauerstoff hinzutritt, 2) eine nicht unter 15° herabgehende Temperatur, 3) reichliche Ernährung mit Kohlehydrat (Zucker) und Stickstoffsubstanzen.

Daß die Hefe immer etwas Fett enthält, ist schon lange bekannt, es wurde das schon vor 35 Jahren von Naegeli und Loew wie auch von anderen Forschern festgestellt. Die genannten Herren haben auch schon auf den gelegentlichen abnormen Gehalt der Pilze an Fett hingewiesen.

Im Übrigen ist die Hefe bis jetzt nicht als fetterzeugende Pflanze berühmt gewesen; eher als Eiweißfabrikant.

Die Hefe ist ein Pilz; wir werden sie also am besten zunächst mit anderen Pilzen vergleichen.

In Bakterienzellen sind häufig Fettropfen zu beobachten. Doch führen nicht alle Bakterien Fett als Reservestoff.

Man fand durch quantitative Untersuchung, daß z. B. Fäulnisbakterien 6—7 Proz. Fett in der Trockensubstanz enthalten. Sie sind darin der Hefe gleich oder überlegen.

Ebenso pflegen die Schimmelpilze, *Penicillium* etc., eine größere Menge von Fett zu produzieren als die Hefepilze.

Aus begreiflichen Gründen wird man aber weder Spaltpilze noch Schimmelpilze behufs Fettgewinnung züchten wollen.

Auch bei höheren Pilzen ist die Eigenschaft, Fett als Reservenahrung abzulagern in Fruchtkörpern, Dauermyzelien, Sklerotien, Sporen, sehr verbreitet. Fruchtkörper sind es meistens, was von den Pilzen gegessen wird. Doch ist der Fettgehalt nicht hoch.

Der Eierschwamm *(Cantharellus cibarius)* enthält 1,15 Proz. Fett in seinem Trockengewicht.

Der Champignon enthält frisch ca. 0,15 Proz. Fett, lufttrocken 1,45 Proz. Fett.

Die Speisemorchel ethält ebenfalls frisch 0,15 Proz. Fett, lufttrocken etwa 1,23 Proz.

Der Steinpilz enthält lufttrocken ca. 1,72 Proz. Fett.

Noch mehr Beispiele sind überflüssig. (Weitere Zusammenstellungen siehe in König, N. und G. M., sowie Czapek, Biochemie.) Wir sehen schon jetzt, daß die sogenannten Hutpilze meist keinen nennenswerten Fettgehalt haben. Praktisch kommen sie für Fettgewinnung nicht in Betracht. Denn wie die eßbaren Hutpilze, die ja zu teuer wären, sind auch andere Hutpilze nicht fettreich.

Ebenso ist bei den untersuchten Meeresalgen nur ein geringer Fettgehalt festgestellt worden. Er beträgt $^1/_2$ bis 2 Proz. in der Trockensubstanz.

Bei Flechten wurde sehr wechselnder Fettgehalt gefunden, manchmal sehr hoch, so bei der Kalkflechte *Verrucaria calciseda* zu 80 Proz. der Trockensubstanz. Doch bedarf das noch weiterer Untersuchung. Isländisches Moos enthält ca. 1,40 Proz. Fett in der Trockensubstanz.

Unsere Süßwasseralgen enthalten meist auch nicht viel Fett (ausgenommen die mikroskopischen Diatomen). Verf. und Loew fanden aber doch bei *Spirogyra* 5—9 Proz. Fett in der Trockensubstanz vor.

Manche Moosarten haben bei der Untersuchung ansehnliche Fettmengen ergeben, so das *Bryum roseum* bis 18 Proz. Fett.

Bärlappsporen (Bärlappsamen) enthalten bis 50 Proz. Fett.

Damit kommen wir an die hohen Fettgehalte, welche Phanerogamensamen oft aufweisen; größtenteils liefern sie das Pflanzenfett des Handels. Eine kurze Zusammenstellung mag zeigen, wie ausgiebig die Fettablagerung oft bei Samen ist (andere enthalten Stärke, selten ist beides zugleich in erheblicher Menge da):

Fichtensamen	enthalten ca.	35 Proz. Fett
Kiefersamen	„ „	30 „ „
Lärchensamen	„ „	11 „ „
Zirbelkiefersamen (geschält)	„ „	49 „ „
		(darunter 1,6 Proz. freie Fettsäure)
Ölrapssamen	enthalten bis	49 Proz. Fett
Mohnsamen	„ „	40 „ „
Birnen- und Apfelkerne	„ „	12—15 Proz. Fett.
Zwetschgensamen	„ „	20 Proz. Fett
Pfirsichsamen	„ „	32—35 Proz. Fett
Kirschsamen	„ „	25—30 „ „
Leinsamen	„ „	20—40 „ „
Lindensamen	„ „	58 „ „
Kürbissamen (ungeschält)	„ „	33,6 „ „
Kürbissamen (geschält)	„ „	52 „ „
Erdmandeln	„ „	51,39 „ „
Sonnenrosensamen	„ „	26—28 „ „
Buchensamen (geschält)	„ „	21—26 „ „
Samen der Ölpalme	„ „	47,5—50 „ „

Die meisten der genannten Fette enthalten auch etwas freie Fettsäure neben dem „Neutralfett". Beim Aufbewahren von Fetten nimmt übrigens der Gehalt an freier Fettsäure zu. Im „Neutralfett" sind die Fettsäuren hauptsächlich an Glyzerin gebunden. Durch Verseifung wird letzteres gewonnen; daher stammt das Glyzerin des Handels.

Auch das Fruchtfleisch enthält manchmal beträchtliche Fettmengen, so das der Oliven.

Kurz, es zeigt sich in Samen und Früchten der Blütenpflanzen oft eine so bedeutende Fettmenge, daß die gewöhnlichen Fettgehalte der Hefe daneben verschwinden.

Auf die Pflanzensamen hat daher die praktische Fettgewinnung von jeher zurückgegriffen.

Das Fett kann daraus zum Teil durch Auspressen gewonnen werden.

Bei der Hefe ist ein Extraktionsverfahren (mit Äther etc.) und eine darauffolgende Verdunstung des Lösungsmittels nötig, um das Fett zu erhalten.

Die Fettproduktion durch die Pflanzen ist gegenwärtig eine Sache allgemeinen Interesses. Wo bekommen wir das nötige Fett her? Es ist zur Ernährung, zur Seifen- und Kerzenfabrikation, als Schmiermittel usw. vonnöten.

Angesichts dessen dürfte noch ein Hinweis auf bisher weniger bekannte Fettvorkommnisse von Nutzen sein.

In weiten Kreisen unbekannt ist wohl das Vorkommen von Fett im Holz der Bäume.

Wenn der rauhe Herbst einsetzt, geht in dem Holze unsrer Forst-, Obst- und Zierbäume eine merkwürdige chemische Verwandlung vor sich.

Die Stärke, die bis dahin in den Parenchymzellen des Holzes abgelagert war, um später zum Zellenaufbau in den austreibenden Knospen zu dienen, verwandelt sich allmählich in Fett, wenn man so sagen darf. Faktisch findet man im Spätherbst Fettropfen an Stelle der Stärke vor. Es soll ja nicht behauptet werden, daß die Umwandlung eine direkte sei.

In diesem fetthaltigen Zustand, der bis Mitte Dezember perfekt geworden ist, verharrt das Holz bis Ende Februar.

Dann beginnt eine Rückverwandlung. An Stelle der Fetttropfen treten dann wieder Kohlehydrate, welche bald eine Wanderung (als Zuckerstoff) zu den austreibenden Knospen und Wurzeln anzutreten haben. Mit dem Frühjahr ist der Fettgehalt des Holzes wieder verschwunden.

Im Winter haben wir also fetthaltiges Holz.

Der Fettgehalt ist freilich recht schwankend, je nach der Art des Holzes. Der Wald birgt immerhin in dieser Zeit eine große Menge Fett.

A. Fischer unterscheidet die Fettbäume, wie die Birke, Kiefer, Linde, in denen beträchtliche Fettmengen während des Winters auftreten, von den Stärkebäumen, in welchen gegen den Winter zu die Stärke nur wenig schwindet und dem Fette Platz macht. Erstere sind gewöhnlich weichholzig, letztere hartholzig.

Lindenzweige enthalten im Winter in der Trockensubstanz 9—10 Proz. Fett.

Das Fett der Pflanzen ist aber durchaus nicht immer das gleiche.

Meist sind die Pflanzenfette bei 15—20° C Flüssigkeiten, im Gegensatz zu den Tierfetten, welche bei 15° salbenartige bis feste Beschaffenheit haben.

Das hängt mit dem reichen Gehalt der Pflanzenfette an ungesättigten Säuren zusammen.

Immerhin gibt es noch Pflanzenfette, welche bei 15° fest sind (meist tropische Pflanzenfette).

Der Kohlenstoffgehalt der Pflanzenfette schwankt von 74—78 Prozent. Es handelt sich dabei also um sehr kohlenstoffreiche Körper. Der Wasserstoffgehalt liegt zwischen 10 und 13 Proz., der Sauerstoffgehalt von 9—15 Proz.

Es sind die Pflanzenfette in der Hauptsache Verbindungen von Fettsäuren mit Glyzerin.

Wie schon erwähnt, sind in den Pflanzenfetten fast immer auch freie Fettsäuren vorhanden.

Das Glyzerin kann aus den Fetten leicht gewonnen werden, indem man nach Versteifung des Fettes die Seife aus der wässerigen Lösung aussalzt, vom Niederschlage die Flüssigkeit durch Filtrieren

trennt, das Filtrat eindampft und den Rückstand mit Ätheralkohol extrahiert. Das Glyzerin bleibt nach dem Verdunsten des Extraktionsmittels als Syrup zurück.

Die Fettsäuren der Pflanzenfette sind: Ölsäure, Palmitinsäure, Stearinsäure, Linolsäure, Linolensäure, Laurinsäure, Erukasäure, Margarinsäure etc.

Kurz, das Gesamtbild der chemischen Zusammensetzung der Pflanzenfette ist ein sehr mannigfaltiges.

Die physikalischen und chemischen Eigenschaften der Pflanzenfette sind demgemäß recht verschieden.

Was nun nochmal die neu aufgetauchte Fetthefe anbelangt, so erscheint ihr Fettgehalt vorläufig noch wenig untersucht und recht bescheiden.

O. Loew fand hauptsächlich Ölsäure in dem Fett der Hefe.

Es muß jedenfalls abgewartet werden, was neue Untersuchungen über das Hefefett und seine praktische Brauchbarkeit zutage fördern.

Das Fett der Hefe findet sich zum Teil in den Vakuol-Fett-Eiweißkörpern, die von Will auch geradezu Ölkörper genannt werden, vor.

Sie färben sich mit Jod gelb wie das Plasma, mit Über-Osmiumsäure braunschwarz.

Henneberg nimmt aber an, daß sie nur bisweilen einen Oleingehalt besitzen, oder daß sie sich mit anderen auf Osmiumzusatz braunfärbenden Vakuoleinschlüssen vereinigen können (Bakt. C.-Bl., 26. Febr. 1916).

Diese Gebilde sind runde, in der Vakuole hin- und herschwingende Körper mit mäßig starkem Lichtbrechungsvermögen, die für manche Heferassen (z. B. Weißbierhefe) sehr charakteristisch sind.

H. unterscheidet zwischen typischen Vakuolkörpern (diese sollen Fermente wie Zymase enthalten) und Vakuolfettkörpern; beide liegen oft dicht nebeneinander.

Die Vakuolfettkörper sind rund oder rundlich, von starker Lichtbrechung, bisweilen beweglich (in sogen. Molekularbewegung begriffen), nach Methylenblaulösungzusatz ungefärbt, dagegen nach Zusatz von Sudan oder Alkauer rotgefärbt.

„Wie die Versuche zeigen, ist das Fett manchmal zum größten Teil zunächst im Zelleneiweiß in sehr feiner Verteilung („Lösung“ vorhanden. Bei langsamem Absterben (z. B. durch sehr dünnen Formaldehyd) wird es (wie auch zuweilen das Glykogen) aus dem Plasma in die Vakuole als Tropfen eingepreßt, die einzelnen Wasser fließen dann nicht selten zu einem größeren Tropfen zusammen.“

Nach H. Will (Zeitschr. allg. Brauwesen 1895, 27, 28; Centralbl. f. Bakt. 11, Bd. II, p. 766, 1895) sollen die Fettropfen in den Dauerzellen der Hefe nicht homogene Öltropfen sein, sondern ein Eiweißgericht besitzen.

Kräftig vegetierende und alternde Hefe ist meist ziemlich reich an Fett, das häufig, aber nicht immer, in Form von Tropfen im Zytoplasma liegt.

Der Fettgehalt beträgt in lebhaft wachsender etwa 2—5 Proz. der Trockensubstanz.

Woraus entsteht das Fett in der Hefezelle? Vielleicht aus dem Eiweiß?

Es hat die Vorstellung, daß Fett aus dem Protoplasmaeiweiß gebildet wird, gewiß viel vor sich. Denn das Eiweißmolekül ist so kompliziert gebaut und mit so verschiedenartigen Atamkomplexen und Atomgruppen versehen, daß auch Fett daraus abgespalten werden kann, ebenso wie Körper, welche einer ganz anderen Körperklasse als die Fette angehören, Kohlehydrate.

Wir sehen oft, wie das Protoplasma, wenn es freigelegt wurde, an seiner neuen Oberfläche eine neue Zellulosehaut abscheidet. Derartige Vorgänge sind bei manchen Pflanzenobjekten leicht zu beobachten. Die Hautbildung geht so rasch vor sich, daß man sich des Eindrucks, als sei die Zellulose unmittelbar aus Protoplasma entstanden, nicht erwehren kann.

Gewöhnlich nimmt man in pflanzen-physiologischen Kreisen an, daß an der Stelle der Zelluloseneubildung Zucker anwesend (von selbst oder durch Transport). Dann würde dem Protoplasma nur die Rolle eines synthesierenden Enzymes zukommen, welches die Verwandlung von Zucker in Zellulose bewirkt.

Die chemische Umwandlung, die hierbei vor sich geht, ist nun vielleicht doch keine allzu große, als daß man sie einem Enzym zutrauen könnte.

Anders ist es bei Fett, wenn dasselbe, wie Physiologen annehmen, aus den verschiedenartigsten Stoffen, die von außen zugeführt wurden gebildet werden kann.

Fett aus Kohlehydrat!

Das ist eine gewaltige Verwandlung.

$C_6 H_{12} O_6$	$C_{16} H_{32} O_2$
Traubenzucker	Fettsäure

Ein synthesierender und ein weitgehender Reduktionsvorgang zugleich müßten hier Platz groifen.

Wenn Neutralfett gebildet wird, müßte außerdem noch Glyzerin erzeugt werden, das sich mit der Fettsäure zu einem Salz verbindet.

$C_6 H_{12} O_6$	$C_3 H_8 O_3$
Traubenzucker	Glyzerin

Das wäre ja eine geringere Differenz.

Die Fettsäure müßte mit dem entstandenen Glyzerin verbunden werden, was auch für Enzyme erreichbar ist.

Aber die erste Umwandlung, von Traubenzucker zur Fettsäure!

Da nun auch noch andere Ausgangsmaterialien in Betracht kommen als Kohlehydrate, so dürfte wohl die Annahme, daß zuerst Protoplasma-Eiweiß gebildet wird, aus welchem die Fettsäure abgespalten wird, manches für sich haben.

In der Hefezelie werden nicht leicht größere Fettmengen abgelagert.

---

[1]) O. Loew und Th. Bokorny, chem. Kraftquelle. S. 27.

Es wurde in den vom Verf. angestellten Versuchen nur einmal eine nennenswerte Anhäufung von Fett erreicht. (Versuche mit Fuselöl oder vielleicht Alkohol enthaltenden Flüssigkeiten, Biochem. Zeitschr. 16).

Schon der erste Blick auf die Platinschälchen mit dem Fett lehrte mich, daß ein Erfolg vorlag.

Während sonst winzige Tröpfchen Fett bei der Ätherverdunstung zurückblieben, resultierte diesmal eine auffallend größere Menge von Fett, die Wägung bestätigte das.

Dabei war die Trockensubstanz in diesen Versuchen nicht gestiegen, was wohl auf das Auftreten der rascher wachsenden Bakterien zum Teil zurückzuführen war, die ja immer einen großen Teil der Nahrung vergasen.

Die Untersuchung ergab zum Teil pathologische Hefezellen.

Es scheint demnach der Erfolg dieser Fettbildungsversuche auf einer krankhaften Veränderung der Hefe zu beruhen, die nun zu einer normal nicht auftretenden stärkeren Fettanhäufung in ihren Zellen schritt.

Weitere Versuche über die Fettbildung in der Hefen sind beabsichtigt.

Bemerkt sei nur noch, daß die Temperatur bei all den bisher gemachten Versuchen nur Zimmertemperatur war, ferner, daß der Sauerstoff infolge der Gärung ziemlich ausgeschlossen war, was vielleicht ungünstig auf den Fettbildungsprozeß gewirkt hat.

Soviel kann immerhin schon gesagt werden, daß die Hefe kein für die Fettbildung recht günstiger Pilz ist.

Leichter und reichlicher kommt eine Anhäufung von Glykogen zustande.

Dasselbe wurde zuerst von Errera (c. r. 101) nachgewiesen und später von Cremer (Chem. Ber. 32), Clatriau etc. studiert. Es vertritt bei den Pilzen die Stärke.

Die Anwesenheit von Glykogen ist z. B. bei reichlicher Zufuhr von Zucker zu konstatieren. Nach Cremer tritt schon 3—4 Stunden nach Darbietung eines geeigneten Kohlehydrates eine intensive Glykogenspeicherung in der (vorher Glykogen freigemachten) Hefezelle ein.

Außer Traubenzucker wirkt noch d-Mannose, d-Galaktose und d-Fruktose glykogenspeichernd.

Nach E. Laurent wirkt auch Milchzucker glyzogenspeichernd.

Auch bei Darbietung von Nichtzuckern, wie Glyzerin, kann nach E. Laurent Glykogen gespeichert werden.

Nimmt während der Gärung der Zuckergehalt bis zu einem gewissen Grade ab, so geht auch der Glykogengehalt herunter (Euler, H. 89), er steigt auf neuen Zuckerzusatz wieder an.

Bei höherer Temperatur tritt das Glykogen schneller auf als bei niederer.

Durch Luftzutritt wird die Glykogenbildung gefördert.

Je weniger sauer die Lösung ist, desto besser geht die Glykogenbildung vor sich (Duclaux).

Wird die Hefe gelagert, so verliert sie Glykogen, besonders bei höherer Temperatur (bei 37° am meisten).

Nach der Natur der Hefe und der Zusammensetzung der Nährlösung wechselt der Glykogengehalt der Hefe stark.

Schönfeld und Krampf fanden in der obergärigen Hefe A der V. Z. B. in Berlin 39 Proz. Glykogen!

Dagegen enthalten nach Lindner und Henneberg gewisse Heferassen überhaupt kein Glykogen!

Das sind Dinge, die auch bezüglich des Fettgehaltes der Hefe möglicherweise gelten können und jedenfalls bei Untersuchungen über Fett in der Hefe ins Auge gefaßt werden müssen.

Ferner wird angegeben, daß Glykogen- und Eiweißgehalt der Hefe in umgekehrtem Verhältnis stehen.

Das erinnert einigermaßen an den Naegeli-Loew'schen Befund, wonach das Eiweiß bei der „Involution" von Pilzen schwindet, während das Fett angehäuft wird.

Man kann in diesem Falle von dem Fett dasselbe behaupten, was von dem Glykogen behauptet wurde, nämlich, daß das Eiweiß abnimmt, wenn das Fett zunimmt.

Untersuchungen über diese wichtigen Dinge sind von hohem Interesse.

Vielfach wird an eine direkte Umwandlung von Kohlehydrat in Fett geglaubt, was zwar chemisch durchaus nicht wahrscheinlich ist (siehe oben), aber in manchen Beobachtungen eine Stütze findet.

So hat man im Holz der Bäume scheinbar Fettbildung aus Stärke beobachtet.

Wie das Fett aus den Ölsamen verschwindet, hat J. Sachs bei der Keimung von *Cucurbita*, deren Rotyladomen hierzu (wie auch die von *Helianthus*) gute Studienobjekte darstellen, mikroskopisch beobachtet.

Am 4.—5. Keimungstage bemerkt man deutliche Veränderungen im Zellinhalte des fettführenden Gewebes.

Das Plasma ist grobschaumig geworden und in seinen Strängen und Platten sind zahlreiche Öltropfen sichtbar.

Es macht den Eindruck, als ob das Fett anfänglich in kolloidaler Lösung im nicht vakuolisierten Plasma vorhanden gewesen wäre und bei Erreichung eines bestimmten Quellungszustandes des Protoplasten eine Entmischung erfolgen würde.

Die Öltropfen nehmen nun an Zahl allmählich deutlich ab, je weiter die Keimung fortschreitet.

Es nimmt also das Fett im keimenden Samen die Form einer Emulsion an.

Das Fett nimmt dabei stetig ab und verschwindet schließlich:

	Fett in Proz.
Ricinussamen ungekeimt (nach Maqnenne)	51,40
Ricinussamen nach 6 Tagen	33,71
Ricinussamen nach 10 Tagen	5,74
Ricinussamen nach 12 Tagen	6,48
Ricinussamen nach 18 Tagen	3,08

Es ist für die Erkenntnis der physiologischen Verwandlungsfähigkeit des Fettes von Belang, daß es Sachs schien, als ob das Fett zuerst kolloidal gelöst gewesen sei im Protoplasma, welches dann Öltropfen ausschied. Daß das Fett als solches kolloidal wird und sich auflöst, ist natürlich ausgeschlossen.

Es muß eine chemische Umwandlung stattgefunden haben, eine Art Verseifung oder auch eine vorübergehende Umwandlung in Lezithin oder sogar in Protoplasmaeiweiß.

Zum Schluß seien einige Versuche des Verfassers über Fettbildung in Hefe angeführt.[1])

Versuch D.

Hefe (Brauerei-Preß-) 0,1 g (mit 0,29 Proz. Tr.-S., wie auch in den folgenden Versuchen bis inkl. M)
Rohrzucker 5 g (als 20proz. Lösung langsam binnen fünf Tagen aus einer Kurette tropfen gelassen.
Harn (aufs dreifache verdünnt) 210 ccm.

Die Trockensubstanz wurde binnen 5 Tagen auf das 20fache vermehrt. Sie betrug am Schluß 0,58 g!

Hingegen ließ sich keine erhebliche Fettmenge erkennen.

Die Fettbestimmung ergab nur 1,4 Proz. der Trockensubstanz.

Somit wirkt Harn sehr gut ernährend, aber nicht fettbildend. Bemerkenswert ist, daß eine so gering Aussaat eine so große Ernte ergab.

Versuch E.

Hefe (Brauereipreß-) 0,5 g
Rohrzucker 10 g (als 10proz. Lösung langsam binnen 5 Tagen aus einer Kurette zutropfen gelassen)
Harn (aufs dreifache verdünnt) 210 ccm.

Nach 5 Tagen war die Hefe abgesetzt.

Die Trockensubstanzbestimmung ergab 0,80 g, also eine Vermehrung auf ungefähr die sechsfache Menge.

Die Fettbestimmung ergab nur 1,3 Proz. der Trockensubstanz.

Auch hier zeigt sich die Ergiebigkeit des Harns als Stickstoffnahrung und Trockensubstanz, (Eiweiß)-bildner, andrerseits die geringe Ergiebigkeit derselben in Bezug auf Fettbildung.

Versuch F.

Hefe (Brauereipreß-) 1 g
Rohrzucker 10 g (als 10proz. Lösung langsam binnen 5 Tagen aus einer Burette zutropfen gelassen)
Harn (aufs dreifache verdünnt) 210 ccm.

Auch hier ergab die Trockensubstanzbestimmung eine Vermehrung um ungefähr das achtfache.

Die Fettbestimmung ergab 1,2 Proz. der Trockensubstanz, also wiederum einen kleinen Betrag.

Die Steigerung der Aussaathefe bis zu 1 g hatte keinen günstigen Erfolg. Es ergab sich nicht mehr Trockensubstanz als bei nur 0,5 g Hefe-Aussaat.

---

[1]) A bis C sind für die in Rede stehende Frage belanglos.

Versuch G.

Hefe (Brauereipreß-) 1 g
Rohrzucker 5 g (als 10proz. Lösung langsam binnen 5 Tagen aus der Kurette zutropfen gelassen)
Harn (aufs dreifache verdünnt 210 ccm
Phosphorsäure 0,21 g (also 0,1 proz.)

Als nach 5 Tagen die Trockensubstanzbestimmung gemacht wurde, ergab sich 0,50 g. Dieselbe war um ungefähr 72 Proz. vermehrt worden. Offenbar hatte die Phosphorsäure im freien Zustande etwas ungünstig gewirkt.

Die Fettbestimmung ergab 1,2 Proz. Fett in der Trockensubstanz.

Also wiederum eine geringe Fettmenge!

Versuch H.

Hefe (Brauereipreß-) 1 g
Rohrzucker 5 g (als 10 proz. Lösung während 5 Tagen langsam aus einer 50 ccm-Kurette zutropfen gelassen)
Harn (unverdünnt) 70 ccm)

Auch hier trat eine beträchtliche Vermehrung ein, doch etwas geringer als bei Versuch D, E und F. Die Bestimmung der Trockensubstanz ergab 0,7 g, also eine Vermehrung auf etwa das 2,4 fache. Die Konzentration ist offenbar etwas zu groß gewesen, verdünnter Harn wirkt besser.

In dem unverdünnten Harn beträgt der Harnstoff 2 Proz., was wohl eine weniger günstige Konzentration sein dürfte.

Versuch J.

Hefe 1 g
Rohrzucker 5 g (alle Tage 1 g zugesetzt)
Wasserstoffsuperoxyd ca. 1 g (50 ccm einer medizinalen 2 – 3 proz. Superoxydlösung wurden in 5 Tagen langsam zutropfen gelassen)

Nach 5 Tagen erwies sich die Hefe unter dem Mikroskop als normal; sie sproßte.

Die Trockensubstanzbestimmung ergab 0,65 g, also eine Vermehrung auf das 2,24 fache.

In der Trockensubstanz war 1,26 Proz. Fett enthalten, also wiederum eine auffallend geringe Menge.

Die Trockensubstanz hatte sich vermehrt, das Fett nicht.

Versuch K.

Hefe 1 g
Harn (unverdünnt) 70 cc
Rohrzucker 5 g (alle Tage 1 g zugesetzt)
Wasserstoffsuperoxyd ca. 1,5 g (75 ccm einer medizinalen 2—3 proz. Superoxydlösung wurden in 5 Tagen langsam zutropfen gelassen)

Als nach 5 Tagen die mikroskopische Untersuchung gemacht wurde, ergab sich, daß die Hefe noch intaktes Aussehen hatte.

Die Trockensubstanzbestimmung ergab 0,55 g, also eine Vermehrung um 89 Proz.

In dieser Trockensubstanz ergab die Ätherextraktion 1,22 Proz. Fett; Erfolg also ebenso gering wie im vorigen Versuche.

In der geringeren Trockensubstanzvermehrung spricht sich eine ungünstige Wirkung der größeren H_2O_2-Menge aus.

Versuch L.

Hefe	1 g
Harn unverdünnt	70 cc
Rohrzucker	5 g (alle Tage 1 g zugesetzt)
Wasserstoffsuperoxyd	ca. 3 g (150 ccm einer medizinalen 2—3 proz Superoxydlösung wurden in 5 Tagen langsam zutropfen gelassen)

Nach 5 Tagen ergab die mikroskopische Untersuchung eine nicht mehr ganz intakte Beschaffenheit der Hefezellen. Offenbar war ein Teil derselben geschädigt.

Demgemäß erhielt ich bei der Trockensubstanzbestimmung nur 0,18 g, also eine beträchtliche Abnahme der Trockensubstanz; es waren Stoffe aus der Zelle ausgetreten. Die angewandte H_2O_2-Menge war entschieden schädlich.

Die Fettbestimmung ergab 3,98 Proz., also beträchtlich mehr wie sonst.

Versuch M.

Hefe (Brauereipreß-)	1 g (von 0,30 gr Tr.-S.)
Harn (unverdünnt)	70 cc
Rohrzucker	5 g (alle Tage 1 g zugesetzt)
Wasserstoffsuperoxyd	ca. 6 g (300 cc einer 2 proz. H_2O_2-Lösung allmählich binnen 5 Tagen zutropfen gelassen)

Auch hier schien mir die Hefe nach 5 Tagen geschwächt oder abgestorben zu sein.

Die Trockensubstanzbestimmung ergab nur 0,15 g; also eine noch stärkere Abnahme als bei Versuch L).

In der Trockensubstanz waren 4,1 Proz. Fett enthalten!

Der vermehrte Fettgehalt bei L) und M) dürfte vielleicht zum Teil darauf beruhen, daß die Hefezellen durch den Austritt von Stoffen trockensubstanzärmer und damit prozentisch reicher an Fett wurden. Vielleicht hat auch infolge der ungünstigen Lebensbedingung ein Fettansatz stattgefunden.

Im Großen und Ganzen kann man sagen, daß die reiche Sauerstoffzufuhr bei den Versuchen J) bis M), wo durch Zersetzung des H_2O_2 in $H_2O + O$ reichlich Sauerstoff entstand, keinen Erfolg in Bezug auf Fettbildung hatte.

Möglicherweise ist auch die Versuchszeit eine zu kurze gewesen.

Jedenfalls ist der Fettansatz in der Hefe nicht leicht auf diese Weise zu vermehren.



Beihefte

zum

Botanischen Centralblatt.

Original-Arbeiten.

Herausgegeben

von

Geh. Regierungsrat Prof. Dr. O. Uhlworm
in Bamberg.

Band XXXV.

Erste Abteilung:
Anatomie, Histologie, Morphologie und Physiologie der Pflanzen.

Heft 2.

1918
Verlag von C. Heinrich
Dresden-N.

Ausgegeben am 15. Mai 1918.

Inhalt.

Die Beiträge erscheinen in zwangloser Folge. Jeder Ban[d] ... 3 Hefte. Preis des Bandes M. 16.—.

Zu beziehen durch alle Buchhandlungen oder direkt v... C. Heinrich, Dresden-N.

Zusendungen von Manuskripten und Anfrage[n] ... werden unter der Adresse: Geh. Regi... Dr. O. Uhlworm, Bamberg, S... der Aufschrift „Für die Red... nischen Centralblatt“ e...

Sind die Milchröhren Leitungsorgane?

Von

C. Simon, O. F. M.

I. Historisches über die funktionelle Bedeutung der Milchröhren.

Die Arbeiten der älteren Autoren über die Milchröhren befaßten sich vorzüglich mit der Anatomie dieser eigenartigen Organe. Die auf Grund ihrer anatomischen Befunde über die Funktion der Milchröhren aufgestellten Hypothesen konnten bei dem völligen Mangel physiologischer Untersuchungen nur einen geringen Grad von Wahrscheinlichkeit beanspruchen.

Von diesen Forschern sei Trécul hier erwähnt, weil seine Arbeiten den Anstoß zu der Preisschrift Hansteins gaben, der zuerst physiologische Methoden in das Milchröhrenstudium einführte. Nach Trécul (1857, S. 299) findet in der Pflanze ein Kreislauf der Säfte statt, den er zum Unterschiede von den Zirkulationserscheinungen im Protoplasma die „große Zirkulation“ nennt. Die Organe der „venösen“ Zirkulation sind die Milchröhren. Ein Rest der Stoffe, der beim Aufbau und bei der Ernährung der Pflanze keine Verwendung findet, wird in ihnen abgelagert, um von hier zu den Gefäßen weiter geleitet zu werden, wo diese Stoffe einen Oxydationsprozeß durchmachen sollen, der sie befähigt, wieder in den Stoffwechselprozeß einzutreten. Trécul glaubte zur Aufstellung dieser Hypothese durch folgende Beobachtungen berechtigt zu sein. In Übereinstimmung mit anderen Autoren (vgl. de Bary 1877, S. 196) fand er in den Gefäßen wiederholt Milchsaft, der jedoch sehr unregelmäßig auftrat. Er beobachtete ferner, daß Milchröhren häufig unmittelbar neben Gefäßen liegen und anscheinend offene Kommunikationen zwischen beiden Gewebearten bestehen. Bei einer späteren Nachprüfung hat er in einigen Fällen solche Öffnungen gefunden.

Daraufhin schrieb die Pariser Akademie der Wissenschaften einen Preis aus für eine eingehende Untersuchung der Milchröhren und besonders ihrer Beziehungen zu den Gefäßen (vgl. Hanstein 1864, Vorwort). Dieser Aufgabe unterzog sich Hanstein (1864). Er prüfte die anatomischen Befunde Tréculs nach und konnte bestätigen, daß sich wiederholt Berührungen zwischen Gefäßen und Milchröhren finden. Offene Kommunikationen jedoch

hat er bei keiner milchsaftführenden Pflanze gefunden, weshalb er annimmt, daß solche Öffnungen mindestens so selten vorkommen dürften, daß sie keine Rolle im normalen Stoffwechselprozeß spielen können. Da Trécul (1865, S. 78) seine Behauptung aufrecht hielt, untersuchte Vogl (1866, S. 31) eine große Anzahl Pflanzen aus den Familien der Asclepiadaceen, Euphorbiaceen, Moraceen, Lobeliaceen, Campanulaceen und Compositen. Weder er noch einer der späteren Forscher hat die Tréculschen Kommunikationen gesehen (vgl. de Bary 1877, S. 196).

Die Erklärung für das Auftreten des Milchsaftes in den Gefäßen gab v. Höhnel (1878, S. 15). Erst beim Durchschneiden des Stengels wird der Milchsaft durch den negativen Druck der Gefäßluft in den Gefäßen emporgetrieben.

Um festzustellen, ob Milchröhren vikariierend für Siebröhren eintreten können, dehnte Hanstein (1864, S. 58) seine bekannten Ringelungsversuche auf Milchsaftpflanzen aus. Sind die Milchröhren in bedeutendem Maße an der Leitung der Nährstoffe beteiligt, so ist bei Pflanzen mit markständigen Milchröhren Ernährung der durch die Ringelung abgetrennten Teile durch die Milchröhren des Markes zu erwarten, wie es bei Pflanzen mit bikollateralen Gefäßbündeln durch die innen gelegenen Siebteile geschieht. Den zu den Versuchen benutzten Stecklingen von *Ficus carica* beließ Hanstein oberhalb der Ringelungsstelle die Blätter, unterhalb wurden die Blätter entfernt. Die Wurzelbildung blieb so schwach, daß keine Nahrungszufuhr aus dem oberen Teile anzunehmen war. Da auch Versuche mit *Ficus australis* im gleichen Sinne ausfielen, gewann Hanstein die Überzeugung, daß „die Milchsaftgefäße keinen unmittelbar anwendbaren plastischen Saft enthalten und denselben nicht herbeileiten können“.

Die Ringelungsversuche Hansteins wiederholte Faivre an Stecklingen von *Ficus elastica* (1866, S. 36). Während der obere Teil sich weiter entwickelte, stellte der untere blattlose das Wachstum ein, blieb aber noch zwei Jahre lang im lebenden Zustande. Milchsaft war unterhalb der Ringelung nur in geringer Menge, in den Wurzeln nur in Spuren zu finden. In einem anderen Falle lag der Ringelungsschnitt zwischen den Blättern und der Knospe, sodaß der obere Teil mit der Knospe vollständig blattlos war. Weil die Knospe nichtsdestoweniger zur Entwickelung kam, nimmt Faivre an, den nicht assimilierenden Teilen werde der Nährstoff durch die Milchröhren des Markes zugeführt.

In der zweiten Arbeit betont Faivre den Gehalt des Milchsaftes an Nährstoffen (1869, S. 97). Da er bei der Entwickelung der Knospen nur wässerigen Milchsaft in geringer Menge vorfand, so glaubt er, der Milchsaft spiele eine direkte wichtige Rolle in der Ernährung der Pflanze.

Faivre (1879, S. 269 und 369) beobachtete ferner Auftreten des Milchsaftes in größerer oder geringerer Menge, je nach der Gunst oder Ungunst der Assimilationsbedingungen. Bei Verdunkelung schwand der Milchsaft ähnlich wie die Reservestärke. Wurden die Pflanzen nachtäglich wieder ans Licht gebracht, so stellte

sich auch bald der Milchsaft wieder ein. Faivre sieht hierin ein weiteres Argument für den Reservestoffcharakter des Milchsaftes. Faivre kommt somit zu Resultaten, die den Ergebnissen Hansteins gerade entgegengesetzt sind.

Schullerus (1882, S. 27) verfolgte mit anderen Objekten gleiche Ziele wie Faivre. Als Versuchspflanzen dienten ihm *Euphorbia Lathyris* und einige verwandte Pflanzen. Hielt er die Pflanzen einige Zeit in kohlensäurefreier Luft, so fand sich in den Milchröhren der Wurzeln und der unteren Stengelteile nur wenig Milchsaft, in den oberen Teilen blieb der Milchsaft erhalten. Zog er seine Kulturen im Dunkeln oder bei erhöhter Temperatur auf, so schwand der Milchsaft bis auf einen geringen Rest. Wasserkulturen von *Euphorbia Lathyris,* an denen er die genannten Versuche wiederholte, lieferten gleiche Ergebnisse. Umschloß er die Pflanzen mit einem Glasballon, der reinen Sauerstoff enthielt, so wurde der Milchsaft wasserklar, nur im Vegetationskegel und in den jüngsten Blättern behielt der Milchsaft sein normales Aussehen.

Bei diesen Versuchen nahm auch die Zahl der den Milchröhren von *Euphorbia* eigentümlichen Stärkestäbchen ab. In Pflanzen, die unter normalen Verhältnissen aufgewachsen waren, enthielten die Milchröhren der Blätter kleine, regelmäßige Stärkekörner; im Stengel zeichneten sich die Stärkestäbchen durch ihre Größe aus; an Orten kräftigen Wachstums nahmen die Stärkestäbchen oft auffallend unregelmäßige Formen an, die nach Schullerus auf Abschmelzungsvorgänge hinweisen.

Schullerus sieht deshalb wie Faivre in dem Milchsaft einen „Bildungssaft, welcher sich unmittelbar an den Wachstumsprozessen der Pflanze beteiligt“ und in den Milchröhren zu den Stellen, an welchen Neubildungen erfolgen, geleitet wird.

Für Bewegungen im Milchsafte sprechen auch einige Beobachtungen Schwendeners (1885, S. 323). Er fand bei *Euphorbia splendens* erst im Stengel die typische Knochenform der Stärkestäbchen. In den Wurzeln von *Euphorbia Peplus* und *Euphorbia Lathyris* zeigte die Milchröhrenstärke Anzeichen von Auflösung. Nach seiner Ansicht entstehen die Stärkestäbchen in den Blättern, erhalten auf ihrer Wanderung im Stengel die charakteristische Form und werden an den Orten des Verbrauches wieder aufgelöst. Die wiederholt gefundenen Anhäufungen von Stärkestäbchen entstehen nach ihm auf diesem Transport, wenn sich ein mechanisches Hindernis in den Weg stellt. Bei stark transpirierenden Keimpflänzchen von *Chelidonium majus* hat er Strömung in den Milchröhren gesehen.

In Übereinstimmung mit den Ergebnissen dieser Forscher, die auf ein vikariierendes Eintreten der Milchröhren für Leitungsorgane hinweisen, suchten de Bary und Haberlandt auf dem Wege anatomischer Untersuchung festzustellen, welche Organe von den Milchröhren vertreten würden. De Bary (1877, S. 541) fand die Siebröhren bei einigen Milchsaftpflanzen weniger gut ausgebildet, so in den Wurzeln von Papaveraceen, Campanulaceen und Cichoriaceen. Besonders deutlich trat die Reduktion der Siebröh-

ren bei *Papaver Rhoeas* und *Argemone mexicana* hervor. Er hält deshalb eine Beteiligung der Milchröhren an der Ableitung der Assimilate, die gewöhnlich in den Siebröhren wandern, für möglich.

Haberlandt (1883, S. 51 u. 1909, S. 311) konstatierte bei einigen Euphorbiaceen Rückbildung des Leitparenchyms und glaubt deshalb, die Milchröhren unterstützten das Leitparenchym in der Ableitung der Kohlehydrate. Ferner fiel ihm die reichliche Verzweigung der Milchröhren unter der Palisadenschicht der Blätter auf. Oft legten sich die Milchröhren an büschelförmig zusammenneigende Palisadenzellen an, oder trichterförmige Sammelzellen vermittelten die Verbindung zwischen Palisaden und Milchröhren. Es wiederholten sich so die Ableitungsvorrichtungen, wie sie Haberlandt zwischen dem Assimilationssystem und den ableitenden Parenchymscheiden fand.

Pirotta und Marcatili (1885, S. 48) fanden gleiche Beziehungen der Milchröhren zum Assimilationsgewebe bei Ficus-Arten, Gaucher (1900, S. 241) bei weiteren Euphorbiaceen.

Haberlandt beobachtete bei *Euphorbia Myrsinites* und *Euphorbia Lathyris* Tüpfelverbindungen zwischen Milchröhren und Palisadenzellen. Ebenso sah Kienitz-Gerloff (1891, S. 19) Tüpfel zwischen Milchröhren und Parenchymzellen im Stengel von *Papaver somniferum, Euphorbia Cyparissias, Nerium Oleander* und im Blütenschafte von *Taraxacum officinale.*

Haberlandt sieht es deshalb als erwiesen an, daß in den Milchröhren ein Teil der stickstofflosen Assimilationsprodukte abgeleitet wird.

Nach den Ergebnissen dieser Forscher konnte es scheinen, als sei eine Erledigung der Milchröhrenfrage im Sinne einer ernährungsphysiologischen Funktion dieser Organe zu erwarten, bis die kritischen Untersuchungen Schimpers und Knieps die Mängel dieser Anschauung wieder scharf betonten. Schimper (1885, S. 771) hält die Hypothese Haberlandts nur dann für berechtigt, wenn folgende Bedingungen erfüllt sind:

1. Die in den Milchröhren enthaltenen Kohlehydrate müssen bei Verdunkelung bald schwinden.
2. Es müssen bestimmte Lagebeziehungen zwischen Milchröhren und Assimilationszellen vorliegen.
3. Die in den Mesophyllzellen gebildeten Kohlehydrate müssen sich ähnlich zu den Milchröhren bewegen wie zu der Leitscheide.

Durch Verdunkelung erreichte er bei allen untersuchten *Euphorbia*-Arten vollständiges Schwinden der Stärke und Glukose aus der Leitscheide und den übrigen Zellen, während die Milchröhrenstärke keine Verminderung erfuhr. Nur bei *Euphorbia Peplus* trat nach zwölftägiger Verdunkelung eine merkliche Abnahme der Stärkestäbchen ein. Die anatomischen Beziehungen zu den Palisaden und den Mesophyllzellen hat er trotz eifrigen Suchens nicht auffinden können. Endlich nahmen die Kohlehydrate wie in milchsaftfreien Pflanzen ihren Weg zu der Leitscheide und

ließen die Milchröhren vollständig unberücksichtigt. Nur bei *Euphorbia Myrsinites* schien eine Ausnahme vorzuliegen.

Auf Grund dieser Ergebnisse spricht sich Schimper gegen eine Beteiligung der Milchröhren an der Ableitung der Kohlehydrate aus.

Da Kniep in seiner Dissertation (1905, S. 129) zu gleichen Resultaten kam, lehnt er ebenfalls die Hypothese Haberlandts ab.

Kniep prüfte auch die Ergebnisse der übrigen Forscher nach. Die widersprechenden Sätze, die Hanstein und Faivre auf Grund ihrer Ringelungsversuche aufstellten, machten eine Wiederholung notwendig. Kniep nahm die Ringelungsschnitte an wachsenden Zweigen von *Ficus carica* vor. Die Zweige wurden im Mai vor Beginn der Vegetation geringelt. In dem oberen Teile trat eine Entwickelung ein, die jedoch aufhörte, sobald das der Knospe beigegebene Nährmaterial verbraucht war. Die Neubildung wurde durch stetige Entfernung der Blätter verhindert. Die Entwickelung kam um so schneller zum Stillstand, je näher der Ringelungsschnitt der Knospe lag. Sie richtete sich also nach der Menge des Nährstoffes, die oberhalb der Ringelung aufgespeichert war. Das durch die Ringelung abgetrennte Stück starb allmählich ab. Es wurde somit keine Nahrung durch die markständigen Milchröhren zugeführt. Versuche mit *Ficus elastica* und *Ficus australis* bestätigten ebenfalls die Angaben Hansteins.

Der Annahme de Barys, die Milchröhren könnten stellvertretend die Funktion der Siebröhren übernehmen, geht Kniep in einer eingehenden anatomischen Untersuchung zahlreicher Milchsaftpflanzen nach. Im Stengel konnte er nirgends Rückbildung des Siebteils konstatieren. In der Wurzel fand er vereinzelte Fälle, in denen die Siebröhren bei reich ausgebildetem Milchröhrensystem nur in geringer Zahl auftraten. Diese Reduktion der Siebröhren ist einigen Milchsaftpflanzen gemeinsam mit anderen, die keinen Milchsaft führen, sogar bei diesen zuweilen noch stärker ausgeprägt. Es handelt sich nach Kniep wohl um eine Eigenheit von Pflanzen mit fleischigen Wurzeln.

Kniep kommt deshalb zu der Schlußfolgerung, daß der anatomische Befund die Annahme des physiologischen Ersatzes der Siebröhren durch Milchröhren nicht rechtfertige.

Wie wir hörten, erblickten Faivre und Schullerus in dem Wässerigwerden des Milchsaftes einen Beweis für die Reservestoffhypothese. Kniep macht dagegen geltend, das gesteigerte Wachstum führe zu einer Volumenvergrößerung der Milchröhren und damit zu einer Verteilung der festen Bestandteile des Milchsaftes auf eine viel größere Wassermenge. Der Milchsaft könne somit wässerig werden, obgleich die absolute Menge der in ihm enthaltenen Stoffe sich nicht geändert habe. Außerdem könnten dem Milchsafte Stoffe entnommen werden für den Aufbau und die Ernährung sowie für die Atmungstätigkeit der Milchröhren, ohne daß andere Gewebe Nährstoffe aus ihnen bezögen.

Aus der neuesten Zeit liegen größere Arbeiten zur Milchsaftfrage von Bernard und Tobler vor. Bernard (1910, S. 235) untersuchte junge Pflänzchen von *Papaya*. Nach achttägiger Verdunkelung enthielten sie geringe Mengen wässerigen Milchsaftes. Die Eiweißstoffe waren fast vollständig verschwunden. In den am Lichte gehaltenen Kontrollpflanzen fand sich reichlich dickflüssiger Milchsaft mit hohem Eiweißgehalt. In den Milchröhren von *Euphorbia thymifolia* nahm die Stärke bei Verhinderung der Assimilation ab, zeigte sogar Spuren von Korrosion [1]. In Früchten nahmen mit zunehmender Reife die Eiweißstoffe des Milchsaftes ab. In den Vegetationspunkten traf Bernard wässerigen Milchsaft an. In einiger Entfernung von der Spitze war der Milchsaft reich an Nährstoffen. Die Menge des Nährmaterials schien ihm zu groß zu sein, um allein für die Milchröhren Verwendung zu finden.

Nach Tromp de Haas (1910, S. 443) dienen die Eiweißstoffe, die er am Ende der Zapfungsperiode besonders häufig fand, zur Wundverheilung.

Tobler (1914, S. 265) untersuchte den helleren und den dickeren Milchsaft von *Mascarenhasia elastica* auf den Gehalt an festen Bestandteilen. Der weiße Saft zeichnete sich vor dem wässerigen durch größeren Substanzreichtum aus. In der feuchten Jahreszeit enthielten die Pflanzen reichlicher dickflüssigen Milchsaft als in der trockenen Zeit. Die oberen gut ernährten Triebe führten reichlicheren Milchsaft als die Wurzelschosse. In den Blättern stieg die Dichtigkeit des Milchsaftes mit der Länge der Besonnung und überhaupt im Laufe des Tages. Bei Ringelungsversuchen verhielt sich der Milchsaft ähnlich wie die Stärke. Doch wurde der Milchsaft erst später angegriffen. Die Neubildung des Milchsaftes stand deutlich im Zusammenhang mit den Stellen der Assimilation.

Nach Tobler ist in einigen Fällen der Nachweis erbracht, daß der Milchsaft neben anderm auch Nährstoffe gespeichert biete.

Eine Bestätigung ihrer Ansicht finden Bernard und Tobler in dem Vorkommen von Enzymen in den Milchröhren, wie sie besonders von Hansen (1888, S. 266), Molisch (1901, S. 60) und neuerdings von Bruschi (nach Tobler 1914, S. 269) nachgewiesen wurden. Molisch (1901, S. 81) macht ferner aufmerksam auf die außerordentlich feine Verteilung der festen Materie im Milchsafte und die daraus resultierende ungeheure Oberfläche, wodurch chemische Reaktionen bedeutend gefördert werden könnten.

Wenn wir von der interessanten ökologischen Wertung der Milchröhren, die nicht in den Rahmen dieser Arbeit fällt, absehen, so sind den Milchröhren hauptsächlich zwei Funktionen zugewiesen worden. Einige Forscher sehen in den Milchröhren Leitungsorgane, die entweder das Leitparenchym oder die Siebröhren entlasten. Nach der zweiten Hypothese sind die Milchröhren Speicherorgane.

---

[1]) Vgl. auch Treub (1883, S. 37). Bruschi tritt neuerdings wieder für die Unlöslichkeit der Milchröhrenstärke ein. Die Arbeit war mir leider nicht zugänglich. Ich zitiere nach Tobler (1914, S. 269).

Beiden Auffassungen stehen jedoch so erhebliche Bedenken gegenüber, daß keine als bewiesen gelten kann. Ein Unterschied könnte vielleicht insofern zulässig sein, als die Einwände gegen die erste Hypothese schwerwiegender erscheinen als die, welche gegen die Teilnahme der Milchröhren an der Stoffspeicherung geltend gemacht werden. Ein allgemein gültiger Nachweis der zweiten Ansicht ist jedoch ebenfalls nicht erbracht.

II. Ziel der Arbeit.

Der Frage, ob die Milchröhren an der Stoffleitung beteiligt sind, suchte ich auf einem anderen Wege näher zu treten. Ich suchte leicht erkennbare Stoffe — am nächsten lag es wohl, Farbstoffe zu wählen — in die Milchröhren einzuführen, um aus ihrem Verbleib einen experimentellen Beweis für oder gegen die Stoffleitungshypothese zu gewinnen. Ließ sich dort ein rasches, also nicht durch Diffusion befriedigend erklärbares Fortschreiten des Farbstoffes konstatieren, so war der Nachweis einer Stoffleitung erbracht. Im gegenteiligen Falle, wenn eine Leitung der eingeführten Stoffe nicht stattfindet, ist damit, wenn auch kein abschließender Beweis, so doch ein nicht zu übersehendes Argument gegen die Teilnahme der Milchröhren an der Stoffleitung erbracht. Gibt es nun Farbstoffe, welche in die Milchröhren eindringen und dort mit Sicherheit erkannt werden können? Läßt sich eine Bewegung dieser Farbstoffe konstatieren? Auf welchem Wege wird der Farbstoff den Milchröhren zugeführt? Auf diese Fragen suchen die nachstehend mitgeteilten Untersuchungen die Antwort zu geben.

III. Untersuchung der geeigneten Farbstoffe und Prüfung der Versuchsobjekte.

Die erste Prüfung der Farbstoffe wurde an dünnen Schnitten vorgenommen, die kurze Zeit in die Farbstofflösung getaucht und dann in Wasser ausgewaschen wurden. Da auf diesem Wege keine günstigen Resultate erzielt wurden und anderseits nach den Untersuchungen Küsters (1912, S. 261) und Ruhlands (1912, S. 376) es nicht als wahrscheinlich gelten konnte, daß die so gefundenen Ergebnisse an Pflanzen, die nach dem Beispiele der genannten Forscher mit der Schnittstelle in die Lösung getaucht wurden, stets wiederkehren würden, ging ich schon bald zu der angedeuteten Methode Küsters und Ruhlands über. Die Pflanzenstengel wurden unter Wasser abgeschnitten und etwa 4 cm in die Lösung getaucht, wo sie gewöhnlich mehrere Tage verblieben. Nur ausnahmsweise fand die mikroskopische Untersuchung bereits nach 24 oder 48 Stunden statt. Es wurden ausschließlich wässerige Lösungen benutzt. Die Konzentration bewegte sich anfangs innerhalb der Grenzen 1 : 5000 und 1 : 20 000, später wählte ich stets die Konzentration 1 : 10 000. Bei der Untersuchung wurden Schnitte von Milchröhren führendem Gewebe genommen und diese mikroskopisch geprüft.

Als Versuchspflanzen dienten *Taraxacum officinale* Web. (Wurzelstücke), *Sonchus oleraceus* L., *Chelidonium majus* L., *Papaver Rhoeas* L., *Papaver somniferum* L. und *Papaver orientale* L. (Stengelteile). In der Wurzel von *Taraxacum* fand sich nur an der Schnittstelle Färbung in den Milchröhren. Die Blätter erlagen schnell der schädigenden Wirkung der Farbstoffe. Auch *Sonchus oleraceus* zeigte sich wenig widerstandsfähig. Bei *Chelidonium majus* trat keine Färbung in den Milchröhren auf. Zu günstigen Resultaten führten die Versuche mit den genannten *Papaver*-Arten, an denen der erste Teil der folgenden Untersuchungen ausgeführt wurde.

Für die folgende Übersicht über die geprüften Farbstoffe wurde Schultz, Farbstofftabellen 1914 benutzt. Die Farbstoffe waren bezogen aus den chemischen Fabriken von E. Merck in Darmstadt, Dr. G. Grübler in Leipzig und Schuchardt in Görlitz

Verzeichnis der benutzten Farbstoffe.

Nitrofarbstoffe:

Aurantia (Herkunft unbekannt). Martiusgelb (Merck). Naphtolgelb S (Merck).

Azofarbstoffe:

Azorubin (Grübler). Bismarckbraun (Grübler). Bordeauxrot (Merck). Coccinin (Grübler). Congorot (Merck). Crocein (Grübler). Goldgelb (Schuchardt). Methylorange (Merck). Naphtolschwarz (Grübler). Orangegelb (Grübler).

Diphenylmethanfarbstoff:

Auramin (Merck).

Triphenylmethanfarbstoffe:

Anilinblau (Grübler). Fuchsin (Schuchardt). Fuchsin S (Grübler). Jodgrün (Grübler). Magentarot (Grübler). Malachitgrün (Merck). Methylblau (Schuchardt). Säuregrün (Grübler).

Pyroninfarbstoffe:

Eosin (Herkunft unbekannt). Erythrosin (Merck). Fluorescein (Merck). Phloxin BBN (Merck). Rose bengale (Merck).

Akridinfarbstoff:

Chrysanilin (Merck).

Thiobenzenylfarbstoff:

Primulin (Merck.)

Thiazine:

Methylenblau (Grübler). Methylengrün (Merck).

Azine:

Magdalarot (Merck). Safranin (Grübler).

In dem folgenden Auszuge aus dem Versuchsprotokoll sind die gefundenen Färbungserscheinungen notiert, ohne daß zwischen der Färbung der Membran und des Zellinhalts ein Unterschied gemacht ist. Wenn Milchröhrenfärbung verzeichnet ist, so handelt es sich stets um Speicherung des Farbstoffes im Milchröhreninhalt. Die Versuche sind an *Papaver somniferum* L. bis auf die angeführten Ausnahmen bei der Konzentration 1 : 10 000 ausgeführt worden. Die Zeitangabe hinter der Farbstoffbezeichnung zeigt an, wie lange die Versuchsobjekte in der Lösung standen.

Übersicht über einige Färbungsergebnisse.

Aurantia. 5 Tage.

Sklerenchymscheide der Gefäßbündel an einigen Stellen gefärbt. Anscheinend einmal schwache Milchröhrenfärbung.

Martiusgelb. 3 Tage.

Sklerenchymscheiden einigemal gelb. Milchröhren nicht gefärbt.

Naphtolgelb S. 2 Tage.

Sklerenchymscheiden und benachbartes Grundgewebe kräftig gelb gefärbt. Phloem stellenweise schwach gelblich. Färbung des Milchröhreninhalts nirgends mit Sicherheit erkennbar.

Bismarckbraun. 4 Tage.

An wenigen Stellen schwache Färbung der Sklerenchymscheiden. Anscheinend einigemal schwache Milchröhrenfärbung.

Congorot. 4 Tage.

Gefäßwände teilweise gerötet. Im übrigen Gewebe keine Färbung.

Methylorange. 4 Tage.

Schwache Färbung der Sklerenchymscheide. Bei der Konzentration 1 : 5000 einigemal Milchröhrenfärbung.

Naphtolschwarz. 4 Tage.

Gefäßwandungen teilweise gefärbt. Anscheinend zuweilen schwaches Eindringen des Farbstoffes in die benachbarten Gewebeteile.

Orangegelb. 5 Tage.

Wiederholt kräftige Färbung im Grundgewebe. Sklerenchymscheide und Siebröhren schwach, Milchröhren nicht gefärbt.

Auramin. 5 Tage.

Sklerenchymscheiden und Milchröhren meist stark gefärbt, Grundgewebe und Siebteil schwächer. Milchsaft fließt gefärbt aus.

Anilinblau (wasserlöslich). 4 Tage.

Nur an Gefäßwandungen Anzeichen von Färbung.

Fuchsin. 5 Tage.

Sklerenchymscheide meist kräftig gefärbt; Grundgewebe und Phloem schwächer oder nicht gefärbt. Einigemal Milchröhrenfärbung.

Jodgrün. 3 Tage.

Sklerenchymscheiden grün. Schwache Färbung in einigen Milchröhren.

Eosin. 3 Tage.

Deutliche Färbung in Milchröhren und Sklerenchymscheiden. Phloem schwach gerötet.

Erythrosin. 2 Tage.

Milchröhren und Geleitzellen kräftig rot. Siebröhren schwach gefärbt. Ausnahmsweise schwache Färbung in der Sklerenchymscheide und dem Grundgewebe.

Fluorescein. 3 Tage.

In Milchröhren und Siebröhren keine Färbung. Wässeriger Milchsaft fließt aus. Grundgewebe kräftig gefärbt, Sklerenchymscheide selten und schwach.

Phloxin BBN. 2 Tage.

Milchröhren und Geleitzellen rot, Siebröhren schwächer gefärbt. Grundgewebe und Sklerenchymscheide fast immer ohne Färbung.

Rose bengale. 4 Tage.

Milchröhren lebhaft rot, desgleichen die Geleitzellen. Siebröhren nicht oder sehr schwach gefärbt. Sklerenchymscheide und Grundgewebe ungefärbt.

Chrysanilin. 4 Tage.

Im Grundgewebe, den Sklerenchymscheiden und den Milchröhren an einigen Stellen Färbung.

Primulin. 5 Tage.

Einigemal Färbung in der Sklerenchymscheide. Milchröhren anscheinend stellenweise schwach gefärbt.

Methylenblau. 6 Tage.

An mehreren Stellen starke Speicherung des Farbstoffes in den Milchröhren. Sklerenchymscheiden deutlich gefärbt, Grundgewebe und Phloem schwächer.

Magdalarot. 7 Tage.

Einigemal Gefäßwandungen gefärbt. Milchröhren und übriges Gewebe ungefärbt.

Safranin. 2 Tage.

Grundgewebe, Siebröhren und Milchröhren meist deutlich, Sklerenchymscheiden stark gefärbt.

Man könnte die geprüften Farbstoffe in drei Klassen einteilen. Zu der ersten Klasse gehören die Farbstoffe, welche nicht von den Gefäßen in das übrige Gewebe eindringen, bzw. dort nicht gespeichert werden, z. B. Congorot.

Die Farbstoffe der zweiten Gruppe sind nicht in den Milchröhren zu erkennen, wohl aber in anderen Gewebeteilen. Hierher gehören hauptsächlich Naphtolgelb S, Orangegelb und Fluorescein.

An dritter Stelle sind die Farbstoffe zu nennen, welche neben der Färbung anderer Gewebeteile eine mehr oder minder starke und häufige Färbung der Milchröhren bewirken.

Aus dieser letzten Gruppe war der Farbstoff für die folgenden Untersuchungen zu wählen. Bei dieser Wahl wurden besonders zwei Gesichtspunkte berücksichtigt.

1. Der Farbstoff mußte in den Milchröhren an zahlreichen Stellen deutlich erkennbar sein.

2. Sehr erwünscht war, daß der Farbstoff das übrige Gewebe vollständig oder fast vollständig ungefärbt ließ.

Der ersten Bedingung genügten in vorzüglicher Weise Auramin, Eosin, Erythrosin, Phloxin BBN und Rose bengale, an zweiter Stelle Methylenblau und Safranin. Die Wirkungsweise von Auramin veranschaulicht die erste Tabelle. Über die genannten Pyroninfarbstoffe orientieren die Tabellen 2—5.

Tabelle 1.

Versuchspflanze Nr. 1: *Papaver somniferum* L[1]).
Länge der Pflanze[2]): 41,4 cm. Farbstoff: Auramin 1 : 10000.
Eintauchtiefe: ca. 4 cm. Versuchsdauer: 5 Tage.

Höhe[2])	Färbung in			
	Milchröhren	Siebteil	Sklerenchymscheide	Grundgewebe
9,6	kräftig	deutlich	deutlich	deutlich
13,7	kräftig	deutlich	deutlich	deutlich
20,9	deutlich	deutlich	deutlich	schwach
26,9	deutlich	schwächer	deutlich	schwach
37,2	schwächer	fehlt	schwächer	schwach

Wie aus der Tabelle zu ersehen ist, war das Gewebe ziemlich gleichmäßig von dem Farbstoff durchtränkt, wobei jedoch eine allmähliche Abnahme von unten nach oben zu bemerken war. Am äußersten Ende (41,4 cm) unterblieb hier wie in andern Fällen die Untersuchung, weil dort die Pflanzen vielfach vertrocknet waren.

[1]) Die eingehender besprochenen Pflanzen sind mit einer fortlaufenden Nummer versehen.

[2]) Als Länge der Pflanze ist in den Tabellen die Entfernung des Vegetationspunktes, als Höhe der Abstand der Untersuchungsstelle von der Eintrittsstelle der Lösung bezeichnet. Die Zahlen in den Tabellen geben somit diese Entfernungen in Zentimetern an.

Der Milchsaft war stark gelb gefärbt. Auffälligerweise floß der gefärbte Milchsaft noch lebhaft aus. Die Pflanzen wurden durch Auramin anscheinend weniger geschädigt als durch andere Farbstoffe. Versuche mit *Papaver Rhoeas* ergaben gleiche Resultate.

Tabelle 2.

Versuchspflanze Nr. 2: *Papaver somniferum* L.
Länge der Pflanze: 41,6 cm. Farbstoff: Eosin 1 : 10000.
Eintauchtiefe: ca. 4 cm. Versuchsdauer: 3 Tage.

Höhe	
6,2	Sklerenchymscheide, Siebteil und Milchröhren rosa. Stärkere Färbung der Geleitzellen zweifelhaft.
13,7	Sklerenchymscheide und Milchröhren deutlich rot, Siebröhren schwächer, Geleitzellen wie vorhin.
22,9	Sklerenchymscheide und Milchröhren deutlich, Siebröhren und Geleitzellen schwach gefärbt.
35,8	Sklerenchymscheide und Siebteil schwach gefärbt, Milchröhrenfärbung zweifelhaft.

Tabelle 3.

Versuchspflanze Nr. 3: *Papaver somniferum* L.
Länge der Pflanze: 32,9 cm. Farbstoff: Erythrosin 1 : 10000.
Eintauchtiefe: ca. 4 cm. Versuchsdauer: 2 Tage.

Höhe	
5,6	Milchröhren und Geleitzellen kräftig gefärbt, Siebröhren etwas schwächer. Übriges Gewebe nicht rot.
14,4	Milchröhren und Geleitzellen deutlich, Siebröhren schwächer gefärbt. Sklerenchymscheide und Grundgewebe zuweilen schwach gerötet.
24,1	Milchröhren fast immer leer. Wenn Inhalt vorhanden, gefärbt. Geleitzellen gefärbt, Siebröhren schwächer. Übriges Gewebe ohne Färbung.
28,7	Milchröhren und Geleitzellen deutlich gefärbt, Siebröhren schwächer. Einigemal schwache Färbung der Sklerenchymscheide.

Tabelle 4.

Versuchspflanze Nr. 4: *Papaver somniferum* L.
Länge der Pflanze: 38,7 cm. Farbstoff: Phloxin BBN 1 : 10000.
Eintauchtiefe ca. 4 cm. Versuchsdauer: 3 Tage.

Höhe	
5,3	Milchröhren und Geleitzellen deutlich gefärbt, Siebröhren schwächer, Sklerenchymscheide schwach.
13,5	Milchröhren und Geleitzellen deutlich rot. Siebröhren und Sklerenchymscheide schwach gefärbt.
23,9	Milchröhren selten deutlich gefärbt. Geleitzellen rot. Färbung der Siebröhren nicht mit Sicherheit zu erkennen. Sklerenchymscheide nicht gefärbt.
32,1	Milchröhrenfärbung zweifelhaft. Geleitzellen gefärbt. Siebröhren in einigen Bündeln schwach rosa. Sklerenchymscheide nicht gefärbt.

Tabelle 5.

Versuchspflanze Nr. 5: *Papaver somniferum* L.
Länge der Pflanze: 58,1 cm. Farbstoff: Rose bengale 1 : 10000.
Eintauchtiefe: ca. 4 cm. Versuchsdauer: 5 Tage.

Höhe	
13,5	Milchröhren und Geleitzellen stark gefärbt. Siebröhren zweifelhaft. Grundgewebe und Sklerenchymscheide ungefärbt.
34,7	Milchröhren deutlich gefärbt, anscheinend auch Geleitzellen. Siebteil schwach rosa. Grundgewebe und Sklerenchymscheide ungefärbt.
45,1	Milchröhren rot. Geleitzellen zweifelhaft. Siebröhren, Sklerenchymscheide, Grundgewebe nicht gefärbt.
54,6	Milchröhren gefärbt. Geleitzellenfärbung zweifelhaft. Übriges Gewebe ohne Färbung.

Wie aus den Tabellen hervorgeht, speichern die Milchröhren diese Pyroninfarbstoffe in so erheblicher Menge, daß die Färbung leicht erkannt werden konnte. Die Speicherung fand im Milchsafte statt. Das Milchröhrenplasma schien an der Speicherung der Farbstoffe nicht beteiligt zu sein.

Es ließ sich bei keinem Farbstoffe erkennen, an welche Bestandteile des Milchsaftes die Färbung gebunden war. Eine Bevorzugung der gröberen, distinkt sichtbaren Teilchen schien nicht vorzuliegen. Ebensowenig habe ich Ausflockungsvorgänge beobachtet. Bei den basischen Farbstoffen (Auramin usw.) dürfte die Speicherung durch Bindung an die sauren [1]) Bestandteile des Milchsaftes bewerkstelligt werden. Wie die Speicherung der Säurefarbstoffe (Eosin, Erythrosin usw.) zustande kommt, bleibe dahingestellt. Es sei hier verwiesen auf die Hypothesen Ruhlands (1912, S. 385) über die analoge Speicherung von Säurefarbstoffen durch saure Zellsäfte.

Die bei *Papaver somniferum* meist gut ausgebildeten Geleitzellen nahmen ebenfalls starke Färbung an. Nur Eosin rief anscheinend weniger deutliche Färbung der Geleitzellen hervor. Bei dem plasmareichen Inhalt der Geleitzellen könnte die Speicherung hier vielleicht im Plasma erfolgen.

Im Grundgewebe habe ich fast nie, in der Sklerenchymscheide nur selten Färbung gefunden. Eosin, Erythrosin und Phloxin BBN riefen wiederholt schwache, aber noch erkennbare Färbung der Siebröhren hervor. Da Rose bengale auch die Siebröhren meistens ungefärbt ließ, habe ich zu den folgenden Untersuchungen ausschließlich diesen Farbstoff gebraucht.

Das benutzte Rose bengale war vor Jahren unter der Bezeichnung „Magdalarot“ von E. Merck in Darmstadt geliefert worden. Bei der von Merck freundlichst vorgenommenen Nachuntersuchung erwies sich der Farbstoff als das Kaliumsalz des Tetrajodtetrachlorfluoresceins, das als Rose bengale bezeichnet wird.

[1]) Nach Molisch (1901, S. 44) reagiert der Milchsaft gewöhnlich sauer, sehr selten amphoter und niemals alkalisch.

IV. Versuche mit Papaver.

Im Stengel von Papaver stehen die Milchröhren im Phloem der Gefäßbündel. Berührungsstellen zwischen Gefäßen und Milchröhren scheinen hier nicht vorzukommen. Mit den Gefäßbündeln treten die Milchröhren in die Blätter und Fruchtknoten bzw. Samenkapseln ein. Hier endigen die Milchröhren in ein reich verzweigtes Netz, wobei sich gelegentlich Berührungsstellen mit Tracheiden finden (vgl. auch de Bary 1877, S. 450). In den Narbenstrahlen von *Papaver Rhoeas* fand ich an höchster Stelle Tracheiden, etwas tiefer oft unmittelbar neben ihnen Milchröhren.

Für meine Versuche benutzte ich Freilandpflanzen aus dem botanischen Garten der Universität. Nach einigen orientierenden Versuchen wurde älteren Pflanzen mit bereits reifender Samenkapsel der Vorzug gegeben. Die Konzentration 1 : 10 000 wurde beibehalten. Es sei jedoch vermerkt, daß bereits die Konzentration 1 : 100 000 sichere Milchröhrenfärbung bewirkte.

Die beiden folgenden Tabellen geben eine eingehende Übersicht über die Resultate bei den benutzten Papaver-Arten.

Tabelle 6.
Versuchspflanze Nr. 6: *Papaver Rhoeas* L.
Länge der Pflanze: 36,7 cm. Farbstoff: Rose bengale 1 : 10000.
Eintauchtiefe: ca. 4 cm. Versuchsdauer: 24 Stunden.

Höhe	Grundgewebe und Sklerenchymscheide	Siebröhren	Gefäßwandungen	Milchröhren
8,2	ungefärbt	ungefärbt	rot	teils leer teils rotbraun
13,5	ungefärbt	?	rot	rotbraun
22,4	ungefärbt	ungefärbt	rot	rot
26,7	ungefärbt	schwach rosa	rot	rot
29,8	ungefärbt	rosa	rot	teils rot teils rotbraun

Tabelle 7.
Versuchspflanze Nr. 7: *Papaver somniferum* L.
Länge der Pflanze: 62,7 cm. Farbstoff: Rose bengale 1 : 10000.
Eintauchtiefe: ca. 3 cm. Versuchsdauer: 7 Tage.

Höhe	Grundgewebe und Sklerenchymscheide	Siebröhren	Gefäßwandungen	Geleitzellen	Milchröhren	
					Längsschnitt	Querschnitt
11,7	ungefärbt	—	rot	rot	teils rot teils leer	leer
26,3	ungefärbt	rosa	rot	rot	leer	leer
35,4	ungefärbt	?	rot	rot	rotbraun	rot
45,8	ungefärbt	ungefärbt	rot	rot	braun	rotbraun
59,2	ungefärbt	ungefärbt	rotbraun	rotbraun	braun	rotbraun bis braun

Die Färbung der Gefäßwandungen trat nur ausnahmsweise bei allen Gefäßen auf. Nach oben zu nahm die Zahl der gefärbten Gefäße gewöhnlich ab. Meistens war nur in einem Teile der Bündel Färbung zu finden; außerdem lagen in dem gleichen Bündel sehr oft rotgefärbte Gefäße neben ungefärbten. Ich habe Gefäßbündel getroffen, in denen nur ein Gefäß Anzeichen von Färbung aufwies. Die Ursache dieses unregelmäßigen Verhaltens dürfte wohl darin zu suchen sein, daß die Gefäße infolge des in ihnen herrschenden negativen Druckes beim Durchschneiden des Stengels Milchsaft aufsaugen und dadurch verstopft werden. Zuweilen nahmen Gefäße vielleicht infolge eines Zersetzungsprozesses Braunfärbung an. Die Rotfärbung in den Gefäßbündeln war vielfach schon mit unbewaffnetem Auge zu erkennen.

In den Parenchymzellen des Grundgewebes unterblieb die Färbung. Mit Sicherheit ließ sich der Farbstoff auch nicht in den Sklerenchymscheiden der Gefäßbündel erkennen. Die Siebröhren waren manchmal schwach gerötet, während sie in anderen Fällen gänzlich ungefärbt blieben.

An den Milchröhrenwandungen war keine Färbung erkennbar, der Inhalt war deutlich gefärbt. Die Färbung war hier oft intensiver als an den Gefäßwandungen. Es fanden sich sogar Stellen, an denen die Milchröhren den Farbstoff deutlich gespeichert hatten, ohne daß die Wandungen der benachbarten Gefäße Spuren von Rot aufwiesen. Neben den gefärbten Milchröhren lagen vielfach ungefärbte und leere. Ein festes Zahlenverhältnis zwischen gefärbten und nicht gefärbten Milchröhren schien nicht zu bestehen. Es geben jedoch auch die Querschnitte, die für die Zählung der Milchröhren allein in Betracht kommen, schon deshalb keine einwandfreien Resultate, weil der Inhalt aus den kurzen Milchröhrenstücken beim Schneiden leicht entfernt wird. In einigen Fällen habe ich Anastomosen zwischen gefärbten und nicht gefärbten Milchröhren gesehen. Auch in der gleichen Röhre traten Unterschiede in der Färbung auf. So konnte ich einigemal den Übergang von Rot zu Braun und von Rot zu dem normalen Farbton der Milchröhren beobachten.

Kontraktion des Inhaltes war in manchen Fällen nicht eingetreten. Nur durch die Rotfärbung unterschieden sich solche Milchröhren von den nicht gefärbten. Gewöhnlich jedoch war der gefärbte Milchsaft zusammengeschrumpft. Er lag dann entweder als langer Schlauch lose in der Röhre oder die Kontraktion war nach einzelnen Abschnitten erfolgt, sodaß Teile der Röhre vollständig milchsaftfrei waren. In einigen Fällen verband eine schwache Brücke aus Milchsaft oder Plasma solche getrennte Teile. In diesen Verbindungsstücken blieb die Färbung zweifelhaft, vielleicht deshalb, weil die Schicht nicht dick genug war, um die Färbung zu erkennen.

Auch sonst war nicht immer mit Sicherheit festzustellen, ob der Milchröhreninhalt Färbung angenommen hatte oder nicht. Es kamen Übergänge von schwachem Rosa bis zu dunklem Rotbraun vor. An beiden Grenzen blieb die Färbung manchmal zweifelhaft.

Die Rotbraunfärbung, die gelegentlich in deutliches Braun überging, könnte vielleicht von Zersetzungsvorgängen herrühren. Denkbar wäre auch eine verschiedenartige Beteiligung von Milchsaft und Plasma.

Die Rotfärbung der Gefäße ließ sich bis in die Samenkapsel verfolgen. Die Milchröhren waren noch unter der Kapsel gefärbt. In der Kapsel fanden sich in einigen Fällen rote Milchröhren. Einmal waren die Milchröhren in der Narbe bis in die höchsten Enden braunrot, gewöhnlich lag hier keine oder doch keine sichere Färbung vor.

In den Geleitzellen der Siebröhren trat die Färbung etwa gleich stark auf wie in den Milchröhren. Auch hier erschien der ganze Zellinhalt gefärbt.

Die bisherigen Untersuchungen legen die Vermutung nahe, der Farbstoff werde in den Milchröhren selbst emporgeleitet. Um festzustellen, ob eine solche Leitung bloß zum Vegetationspunkte hin erfolge, oder ob sie auch basipetal vor sich gehen könne, wurden die Sproßstücke umgekehrt in die Lösung getaucht, nachdem Sproßspitze wie Wurzel abgeschnitten waren. Die Sprosse mußten an der Eintrittsstelle der Lösung hinreichend stark entwickelt sein. Anderenfalls schrumpfte das Gewebe an der Schnittstelle zusammen, bevor die Lösung in genügender Menge aufgenommen war.

Die Ergebnisse eines Versuches enthält die folgende Tabelle.

Tabelle 8.

Versuchspflanze Nr. 8: *Papaver Rhoeas* L.
Länge der Pflanze: 29,4 cm. Farbstoff: Rose bengale 1 : 7500.
Eintauchtiefe: ca. 2 cm. Versuchsdauer: 4 Tage.
Umgekehrte Einstellung.

Höhe	
8,2[1])	Gefäße schwach rot. Milchröhren sämtlich stark gefärbt. Siebröhren und Grundgewebe nicht gefärbt.
14,5	Milchröhren rot. Gefäße schwächer oder nicht gefärbt. Siebröhren und Grundgewebe ohne Färbung.
19,2	Milchröhren rot oder rotbraun. Gefäßwandungen schwächer, Siebröhren sehr schwach, Grundgewebe nicht gefärbt.
28,7	Milchröhren rot oder rotbraun. Gefäßwandungen teils rot, teils nicht gefärbt. Grundgewebe und Siebröhren ohne Färbung.

Die Färbung des Milchröhreninhaltes war ebenso intensiv wie bei aufrecht stehenden Pflanzen. Bei *Papaver somniferum* färbten sich auch die Geleitzellen deutlich, während die Siebröhren bei beiden Papaver-Arten nur gelegentlich einen rötlichen Farbton annahmen. Die Gefäße waren wie früher nur zum Teile gefärbt. Das Grundgewebe blieb ungefärbt. In der Sklerenchymscheide

[1]) Auch bei umgekehrt eingestellten Pflanzen geben die Zahlen die Entfernung der Untersuchungsstelle von der Eintrittsstelle der Lösung an.

von *Papaver somniferum* fand ich einmal in einem Bündel schwache Färbung.

Einigemal verblieben an umgekehrt eingestellten Sprossen Seitenzweige, die nicht in die Lösung getaucht wurden. Das Ergebnis war folgendes:

Versuchspflanze Nr. 9: *Papaver Rhoeas L.*

Länge des Hauptsprosses: 21,7 cm, des Seitensprosses: 20,4 cm. Insertionsstelle des Seitenzweiges: 18,8 cm über der Eintrittsstelle der Lösung. Farbstoff: Rose bengale 1 : 10 000. Versuchsdauer: 3 Tage. Eintauchstiefe: 2 cm. Umgekehrte Einstellung.

Milchröhrenfärbung im Hauptsproß: wiederholt zwischen 7,2 und 19,3 cm, im Seitenzweige: bei 11,5 cm und anscheinend in der Narbe der Kapsel (20,4 cm).

Der Farbstoff fand sich also auffälligerweise in den Milchröhren an der Basis und in den Milchröhren der an der Basis abgehenden Seitenzweige, sodaß es den Anschein hatte, als könne die Bewegung des Farbstoffes in den Milchröhren ebensowohl zum Vegetationspunkte hin wie in basipetaler Richtung erfolgen.

Wurden die Versuche in der Dunkelkammer angestellt, so ließ sich weder bei *Papaver Rhoeas* noch bei *Papaver somniferum* eine Abnahme der Milchröhrenfärbung konstatieren. Im Gegenteil trat eher eine Verstärkung ein, was jedoch wohl darauf zurückzuführen ist, daß die Pflanzen in der Dunkelkammer weniger schnell vertrockneten.

Die nächsten Untersuchungen bezweckten, die Beziehungen der Färbungserscheinungen zur Transpiration zu klären. Bei den ersten Versuchen verminderte ich die transpirierende Fläche durch die Entblätterung der Stengel. Die Ergebnisse enthält das folgende Versuchsprotokoll.

Versuchspflanze Nr. 10 und 11: *Papaver Rhoeas* L.

Entblätterte Stengel. Farbstoff: Rose bengale 1 : 20 000. Eintauchtiefe: 2 cm. Versuchsdauer: 5 Tage.

Pflanze Nr. 10. Länge 37,8 cm. Gefäße und Milchröhren gefärbt bis unter die Samenkapsel (35,2 cm). In der Kapsel keine Färbung.

Pflanze Nr. 11. Länge 59,3 cm. Färbung von Gefäßen und Milchröhren bis 56,4 cm. In der Samenkapsel Gefäße schwach rot, Milchröhrenfärbung zweifelhaft.

Versuchspflanze Nr. 12 und 13: *Papaver somniferum* L.

Entblätterte Stengel. Farbstoff: Rose bengale 1 : 10 000. Eintauchtiefe ca. 4 cm. Versuchsdauer: 7 Tage. Umgekehrte Einstellung.

Pflanze Nr. 12. Länge 50,8 cm. Gefäße, Milchröhren und Geleitzellen gefärbt bis 47,7 cm.

Pflanze Nr. 13. Länge 42,6 cm. Deutliche Färbung von Gefäßen und Milchröhren bis 36,8 cm. Geleitzellen zweifelhaft.

Wie ersichtlich ist, gelang es durch Entblätterung nicht, die Färbung der Milchröhren zu schwächen. Die Anzahl der gefärb-

ten Milchröhren wie die Intensität der Färbung änderte sich nicht merklich.

Weder bei Herabsetzung der Assimilation durch Entblätterung der Stengel noch bei völliger Unterdrückung in der Dunkelkammer war also eine Verminderung der tingiblen Stoffe festzustellen. Es dürften somit wenigstens keine färbbaren Stoffe dem Milchsafte für die Ernährung der Pflanze entzogen worden sein.

Um eine erheblich stärkere Verminderung der Transpiration zu erreichen, wurden die Pflanzen in eine feuchte Kammer eingeschlossen. Gleichzeitig standen Pflanzen in gleich konzentrierter Lösung an der atmosphärischen Luft. Das Ergebnis beider Versuche ist aus den drei folgenden Tabellen zu ersehen.

Tabelle 9.

Versuchspflanze Nr. 14—21: *Papaver Rhoeas* L.
Farbstoff: Rose bengale 1 : 10000. Eintauchtiefe: ca. 3 cm.
Versuchsdauer: 7 Tage.

	Nummer der Pflanze	Länge der Pflanze	Höchste Gefäßfärbung	Höchste Milchröhrenfärbung
in feuchter Kammer	14	56,8	5,9	5,9
	15	40,7	9,3	4,9 9,3?
	16	42,2	5,6	3,3 5,6?
	17	37,7	8,2	8,2 13,1?
	18	45,0	7,8?	3,6
in atmosph. Luft	19	39,1	34,9	34,9
	20	41,2	33,8	33,8
	21	31,5	29,1	29,1

Tabelle 10.

Versuchspflanze Nr. 14: *Papaver Rhoeas* L.
Länge der Pflanze: 56,8 cm. Farbstoff: Rose bengale 1 : 10000.
Eintauchtiefe: ca. 3 cm. Versuchsdauer 7 Tage in feuchter Kammer.

Höhe	Gefäßwandungen	Siebröhren	Milchröhren
3,8	schwach rot	ungefärbt	an 5 Stellen rot
5,9	dickere Schichten schwach rot	ungefärbt	an 1 Stelle rot
11,1	ungefärbt	ungefärbt	ungefärbt
27,9	ungefärbt	ungefärbt	ungefärbt
44,7	ungefärbt	ungefärbt	ungefärbt
55,1	ungefärbt	ungefärbt	ungefärbt

Tabelle 11.

Versuchspflanze Nr. 19: *Papaver Rhöeas* L.
Länge der Pflanze: 39,1 cm. Farbstoff: Rose bengale 1:10000.
Eintauchtiefe: ca. 3 cm. Versuchsdauer: 7 Tage in atmosph. Luft.

Höhe	Gefäßwandungen	Siebröhren	Milchröhren
6,1	rot	rosa	rot
12,8	rot	in einig. Bündeln rosa	rot
21,3	rot	ungefärbt	rot
34,9	rot	ungefärbt	rotbraun

Während die Kontrollpflanzen das frühere Ergebnis lieferten, drang der Farbstoff unter dem Einflusse der Wasserdampfatmosphäre nur wenig in die Pflanze ein. Der Versuch wurde noch mehrmals wiederholt. Stets war die Färbung nur in geringer Höhe in den Milchröhren zu finden. Versuche mit *Papaver somniferum* lieferten übereinstimmende Resultate. Die Färbung der Geleitzellen war hier etwa in gleichem Maße reduziert wie die der Milchröhren.

Bei einem Versuche wurden die Pflanzen nach dem Aufenthalt in dem feuchten Raume nur zum Teil untersucht. Ein Teil wurde in Lösung von Rose bengale an der atmosphärischen Luft gestellt. In diesen Pflanzen war nach vier Tagen an höher gelegenen Stellen Färbung von Gefäßen und Milchröhren zu erkennen. Jedoch vertrockneten die Pflanzen nach dem Aufenthalt in der Wasserdampfatmosphäre schon bald.

Aus diesen Versuchen geht hervor, daß der Farbstoff bei fast völliger Unterdrückung der Transpiration nur in sehr geringem Maße in die Milchröhren einzudringen vermag, woraus zu schließen ist, daß die Transpiration an dem Auftreten des Farbstoffes in den Milchröhren in ausschlaggebender Weise beteiligt ist.

Es wäre nun denkbar, daß entsprechend dem oben erwähnten Versuche Schwendeners an *Chelidonium majus* unter dem Einflusse der Transpiration eine Stoffbewegung in den Milchröhren auftrete. Nun fanden sich aber einige Beobachtungen, die unter dem Gesichtspunkte einer Strömung in den Milchröhren wenig verständlich erschienen. Bei den Transpirationsversuchen hörte die Färbung der Gefäßwandungen und Milchröhren gewöhnlich in annähernd gleicher Höhe auf. In einigen Fällen war die Färbung der Gefäße noch etwas höher anzutreffen. Nur äußerst selten gelang es, Milchröhrenfärbung zu konstatieren an Stellen, die keine Färbung der Gefäßwandungen mehr erkennen ließen. Einigemal zeichneten sich Milchröhren, welche den Gefäßen benachbart waren, durch stärkere Speicherung des Farbstoffes aus. Da somit anscheinend eine Beziehung zwischen der Färbung der Gefäße und der Milchröhren besteht, liegt es nahe, an seitliche Zuführung des Farbstoffes von den Gefäßen zu den Milchröhren zu denken, zumal für die Geleitzellen eine Längsleitung ausgeschlossen ist.

Bevor ich dieser Möglichkeit weiter nachging, nahm ich eine Nachprüfung der bisherigen Ergebnisse an einer Pflanze mit ungegliederten Milchröhren vor.

V. Versuche mit Euphorbia.

Bei unsern einheimischen, krautigen Euphorbia-Arten liegen die Milchröhren hauptsächlich in der Rinde. Die Internodien durchlaufen die Milchröhren fast geradlinig und nicht oder wenig verzweigt. An den Knoten bilden sie ein verschlungenes Netz. Ein Teil der Milchröhren geht hier in das Blatt hinein, ein Teil steigt in das nächst höhere Internodium, bei einigen Arten geht ein dritter Teil in das Mark. Die innere Rindenregion ist häufiger von Milchröhren durchsetzt als die anderen Rindenteile, doch finden sich Milchröhren noch unter der Epidermis je nach der Art in größerer oder geringerer Anzahl (de Bary 1877, S. 464).

Die ersten Versuche verfolgten das Ziel, die Milchröhren der einzelnen Euphorbia-Arten auf ihre Färbbarkeit zu prüfen. Die Pflanzen tauchten wie früher mit der Schnittstelle in wässerige Rose-bengale-Lösung von der Konzentration 1 : 10 000. Die Ergebnisse sind aus der folgenden Zusammenstellung ersichtlich. Die Versuchsdauer ist bei jeder Pflanze vermerkt.

Euphorbia Cyparissias L. 9 Tage.

Nur an der Schnittstelle Milchröhren gefärbt.

Euphorbia helioscopia L. 14 Tage.

Milchröhrenfärbung nur an der Eintrittsstelle der Lösung.

Euphorbia palustris L. 11 Tage.

Färbung der Milchröhren nur unweit der Schnittstelle.

Euphorbia Myrsinites L. 10 Tage.

Milchröhrenfärbung unweit der Schnittstelle. Höher Milchröhren braun, anscheinend zuweilen mit rotem Einschlag.

Euphorbia Lathyris L. 9 Tage.

Milchröhrenfärbung einigemal in größerem Abstand von der Eintrittsstelle.

Euphorbia lucida W. und K. 4 Tage.

Deutliche Milchröhrenfärbung in größerer Entfernung von der Eintrittsstelle.

Euphorbia Esula L. 5 Tage.

Milchröhrenfärbung fast überall in der Pflanze.

Euphorbia Peplus L. 5 Tage.

Milchröhrenfärbung bis in die Nähe des Vegetationspunktes.

Die drei zuletzt genannten Pflanzen kamen allein für die folgenden Versuche in Betracht. Den Ausschlag für *Euphorbia Peplus* gab die Leichtigkeit der Materialbeschaffung.

Auch bei *Euphorbia Peplus* bewirkte bereits die Konzentration 1 : 100 000 Färbung der Milchröhren. Dagegen trat die Färbung der Milchröhren nicht so schnell ein wie bei *Papaver*. Nach drei Tagen wurde gewöhnlich noch keine sichere Färbung gefunden. Nach fünf Tagen war die Färbung meist noch schwach. Die mikroskopische Untersuchung wurde gewöhnlich nicht vor dem siebenten Tage vorgenommen.

Dieses langsamere Eindringen des Farbstoffes ist kaum erklärlich, wenn die Leitung des Farbstoffes in den Milchröhren erfolgt. Verständlich würde es sein bei Annahme einer seitlichen Zuleitung des Farbstoffes. Während nämlich *Papaver* zahlreiche echte Gefäße in der Nähe der Milchröhren aufweist, liegen bei *Euphorbia Peplus* die wenig zahlreichen echten Gefäße im Innern des Holzkörpers. In der Nachbarschaft der Milchröhren finden sich nur Tracheiden. Um Wasser durch ein Stengelstück von *Euphorbia Peplus* zu saugen, mußte dreimal so starker Druck angewandt werden wie bei einem gleich langen Stück von *Papaver Rhoeas*.

Bei der Untersuchung fand ich in der Epidermis, dem Parenchym der Rinde und im Marke keine Färbung. Im Phloem ließ sich nur ausnahmsweise schwache Rosafärbung erkennen. Im Holze waren die inneren Teile intensiver gefärbt als die äußeren. Die Färbungsergebnisse bei den Milchröhren sind in den folgenden Tabellen niedergelegt.

Tabelle 12.
Versuchspflanze Nr. 22—25: *Euphorbia Peplus* L.
Farbstoff: Rose bengale 1 : 10000. Eintauchtiefe: ca. 4 cm.
Versuchsdauer 11 Tage.

Nummer der Pflanze	Länge der Pflanze	Milchröhrenfärbung		
		deutlich	schwach	fehlt
22	20,8	14,9 16,8 19,3	4,8 7,6 9,9 12,7	
23	23,1	16,9 19,4	4,7 7,0 11,9 14,8	9,8
24	18,7	10,9 12,3 14,1 15,4	8,4	5,7
25	19,4	14,8 16,1	6,2 10,8	

Tabelle 13.
Versuchspflanze Nr. 24: *Euphorbia Peplus* L.
Länge der Pflanze: 18,7 cm. Farbstoff: Rose bengale 1 : 10000.
Eintauchtiefe: ca. 4 cm. Versuchsdauer: 11 Tage.

Höhe	
5,7	Milchsaft fließt aus. Milchröhren leer, nicht gefärbt.
8,4	Milchsaft fließt aus. Schwache Milchröhrenfärbung.
10,9	Milchsaft fließt nicht aus. Deutliche Milchröhrenfärbung an 2 Stellen.
12,3	Milchsaft fließt nicht aus. Milchröhrenfärbung an 5 Stellen.
14,1	Milchsaft fließt nicht aus. Milchröhrenfärbung an 4 Stellen.
15,4	Milchsaft fließt nicht aus. Fast sämtliche Milchröhren gefärbt.

Die gefärbten Milchröhren waren in der nicht gefärbten Rinde infolge der starken Speicherung des Farbstoffes leicht zu erkennen. Regelmäßig wiesen die oberen Sproßteile bevorzugte Milchröhrenfärbung auf. Einigemal trat eine schrittweise Steigerung nach der Sproßspitze hin ein. In einigen Fällen fanden sich noch in Teilen des Blütenstandes deutlich rote Milchröhren. Meist jedoch waren die Blüten und die benachbarten Sproßteile bei der Untersuchung bereits verdorrt. Auch die Insertionsstellen der Blätter waren durch intensivere Färbung ausgezeichnet. In den Internodien war die Färbung seltener anzutreffen.

Im allgemeinen ließ sich beobachten, daß an Untersuchungsstellen, welche gefärbte Milchröhren aufwiesen, kein Milchsaft ausfloß. Zuweilen traten an solchen Stellen geringe Mengen Milchsaft aus, an dem keine Spuren von Färbung zu erkennen waren. Dieser Milchsaft dürfte aus ungefärbten Milchröhren stammen, welche meist neben den gefärbten zu finden waren. Rotgefärbter Milchsaft floß niemals aus. Deshalb läßt sich wohl annehmen, daß unter dem Einflusse des Farbstoffes auch dann Koagulation eingetreten war, wenn an dem Milchsaft keine Anzeichen davon zu erkennen waren. Einmal gelang es, unter dem Deckglas aus einer solchen Röhre Milchsaft zu pressen. Dieser behielt die Form der Röhre bei, während der ungefärbte Milchsaft sich im Wasser verteilte. In manchen Fällen war der Milchsaft deutlich koaguliert. Es sei darauf hingewiesen, daß auch bei *Euphorbia Peplus* Färbung der Milchröhrenwandung nicht eintritt.

Nach Analogie der oben besprochenen Versuche mit *Papaver* wurden auch Sproßstücke von *Euphorbia Peplus* umgekehrt eingestellt. Die Pflanzen wurden mit der Wurzel aus der Erde genommen, geköpft und die unteren Stengelstücke in die Lösung gestellt. Die eingestellten Pflanzen waren vollständig blattlos. Die Ergebnisse enthält die folgende Tabelle.

Tabelle 14.
Versuchspflanze Nr. 26—32: *Euphorbia Peplus* L.
Farbstoff: Rose bengale 1:10000. Eintauchtiefe ca. 4 cm.
Versuchsdauer: 7 Tage. Umgekehrte Einstellung.

Nummer der Pflanze	Länge der Pflanze	Milchröhrenfärbung			
26	16,2	5,9	10,5	13,1	13,8?
27	24,8		12,5	14,3	17,6
28	16,8		7,2	10,4	14,3
29	20,5		8,4	10,6	15,3
30	22,6			11,8	17,3
31	23,0			13,2	15,1
32	20,1		8,9	11,6	15,8

Die Wurzeln und der basale Teil des Stengels waren bei der Untersuchung vertrocknet. Daraus erklärt sich das Fehlen entsprechender Angaben bei den Versuchen mit umgekehrt eingestellten Pflanzen. In den gut erhaltenen Stengelteilen war namentlich an den Knoten leicht deutliche Färbung zu finden.

Der obige Versuch wurde noch mit einigen Abänderungen angestellt. So wurde der Versuch wiederholt an Exemplaren von *Euphorbia Peplus*, bei denen nahe über der Wurzel ein oder zwei Seitentriebe abgingen. Die Seitentriebe verblieben am Hauptsproß, ohne daß sie mit der Lösung in Berührung kamen. Man vergleiche das folgende Versuchsprotokoll.

Versuchspflanze Nr. 33: *Euphorbia Peplus* L.

Länge des Hauptsprosses: 19,6 cm, des Seitentriebes: 17,1 cm. Insertionsstelle des Seitentriebes: 14,4 cm über der Eintrittsstelle der Lösung. Farbstoff: Rose bengale 1:10000. Eintauchtiefe: 3 cm. Versuchsdauer: 6 Tage. Umgekehrte Einstellung.

Milchröhrenfärbung im Hauptsproß: fehlt bis 11,2 cm, deutlich vorhanden bei 13,3 und 15,3 cm, im Seitentriebe: fehlt bei 2,7 cm, vorhanden bei 9,5 und 13,2 cm.

Wurde ein Ast der dreistrahligen Dolde abgeschnitten und der am Hauptsproß verbliebene Aststumpf in die Lösung getaucht, so fand sich die Färbung sowohl im Hauptsproß wie in den beiden anderen Ästen der Dolde.

Bei umgekehrter Einstellung trat also wie bei *Papaver* Färbung der Milchröhren bis in die Nähe der Wurzel ein. In manchen Fällen war eine Zunahme der Färbung in den basalen Teilen zu beobachten.

Hier sei ein Versuch erwähnt, zu dem ich in Töpfen eingepflanzte Exemplare von *Euphorbia Peplus* benutzt habe. Die Pflanzen wurden geköpft, umgebogen und mit dem abgeschnittenen Ende in die Lösung getaucht. Wurden die Töpfe gut begossen, so war im Holze Färbung erkennbar, jedoch nicht in den

Milchröhren. Bei trocken gehaltenen Pflanzen nahmen auch die Milchröhren Färbung an; die Wurzeln waren bei der Untersuchung vertrocknet. Im letzten Falle war somit der Erfolg der gleiche wie bei dem vorhin beschriebenen Versuche an umgekehrt eingestellten Pflanzen. Das Ergebnis des Versuches mit bewässerten Pflanzen hat auffallende Ähnlichkeit mit dem Erfolge der später zu besprechenden Versuche in der feuchten Kammer.

Daß auch hier Verdunkelung die Färbung der Milchröhren nicht verhinderte oder herabsetzte, geht aus dem folgenden Versuch hervor.

Versuchspflanze Nr. 34 bis 37: *Euphorbia Peplus* L.

Farbstoff: Rose bengale 1 : 10000. Eintauchtiefe: ca. 4 cm. Versuchsdauer: 7 Tage. Dunkelkammerversuch.

Pflanze Nr. 34. Länge: 18,3 cm. Milchröhren deutlich gefärbt bei 7,6 cm, bei 10,2 cm und höher schwach.

Pflanze Nr. 35. Länge: 22,6 cm. Deutliche Milchröhrenfärbung bei 8,2, 17,8 und 19,3 cm Höhe.

Pflanze Nr. 36. Länge: 31,4 cm. Milchröhren deutlich gefärbt bei 8,1 cm und zwischen 26,9 und 30,8 cm. Von 8,9 bis 23,8 cm schwache Färbung.

Pflanze Nr. 37. Länge: 29,7 cm. Bei 7,3 und 27,2 cm deutliche Färbung. Zwischen 9,1 und 21,4 cm schwache oder keine Färbung.

Wie bei *Papaver* wurde auch bei *Euphorbia Peplus* der Einfluß der Transpirationshemmung durch Kultur im dampfgesättigten Raume festgestellt. Die Ergebnisse enthalten die nächsten Tabellen. Zur Erleichterung des Vergleiches sind Pflanzen aus den Tabellen 12 und 14 noch einmal hinzugefügt worden.

Tabelle 15.

Versuchspflanze Nr. 49—41 u. 22—25: *Euphorbia Peplus* L.
Farbstoff: Rose bengale 1 : 10000. Eintauchtiefe ca. 4 cm.
Versuchsdauer: 11 Tage.

	Nummer d. Pflanze	Länge d. Pflanze	Milchröhrenfärbung deutlich	schwach	fehlt
in feuchter Kammer	38	19,5	1,8		5,0 7,8 10,8 13,7
	39	25,6	2,2	3,9	von 5,5 bis 23,7
	40	31,9	2,1		von 3,7 bis 29,4
	41	17,3	1,9		4,9 6,8 10,1 12,2
in atmosph. Luft	22	20,8	14,9 16,8 19,3	4,8 7,6 9,9 12,7	
	23	23,1	16,9 19,4	4,7 7,0 11,9 14,8	9,8
	24	18,7	10,9 12,3 14,1 15,4	8,4	5,7
	25	19,4	14,8 16,2	6,2 10,8	

Tabelle 16.
Versuchspflanze Nr. 42—46 und 26—28: *Euphorbia Peplus* L.
Farbstoff: Rose bengale 1 : 10000. Eintauchtiefe: ca. 4 cm.
Umgekehrte Einstellung.

	Nummer d. Pflanze	Länge d. Pflanze	Milchröhrenfärbung vorhanden	Milchröhrenfärbung fehlt
8 Tage in feuchter Kammer	42	19,2		2,5 5,9 7,6 15,7
	43	23,8		von 1,9 bis 18,4 an allen geprüften Stellen
	44	18,5		2,1 4,5 6,2 8,9 14,5
	45	15,7		2,6 6,4 11,3
	46	17,3		von 3,1 bis 13,2 an allen geprüften Stellen
7 Tage in atmosph. Luft	26	16,2	5,9 10,5 13,1 13,8 ?	
	27	24,8	12,5 14,3 17,6	
	28	16,8	7,2 10,4 14,3	

Die Beeinflussung der Milchröhrenfärbung durch die Kultur in wasserdampfgesättigter Luft trat bei *Euphorbia Peplus* noch deutlicher in die Erscheinung als bei *Papaver*. Die Milchröhren blieben selbst unter dem Spiegel der Lösung ungefärbt. Bei umgekehrt eingetauchten Pflanzen unterblieb die Färbung manchmal schon in der Nähe der Schnittstelle. Beim Anschneiden der Pflanzen, die in der Wasserdampfatmosphäre gestanden hatten, floß der Milchsaft noch schwach aus. Bei Versuchen mit aufrechtstehenden Pflanzen fand sich im Holze einigemal schwächere Färbung an höher gelegenen Stellen, bei umgekehrt eingestellten Pflanzen hatten Elemente des Holzteiles bis in die Wurzel hinein schwächere, aber noch deutlich erkennbare Färbung angenommen. Diese Färbung im Holzteil ist auffallend, weil bei *Papaver* die Färbung der Milchröhren und Gefäße in annähernd gleicher Höhe aufhörte.

Wurden die Pflanzen nach dem Aufenthalt in der feuchten Kammer an der atmosphärischen Luft in Lösung gestellt, so ergab sich folgendes Resultat.

Versuchspflanze Nr. 47 bis 49: *Euphorbia Peplus* L.

Farbstoff: Rose bengale 1 : 10000. Eintauchtiefe: ca. 4 cm. Versuchsdauer: 9 Tage in Wasserdampf, dann 8 Tage in atmosphärischer Luft.

Pflanze Nr. 47. Länge: 22,8 cm. Wiederholte Milchröhrenfärbung in 16,1 cm Höhe.

Pflanze Nr. 48. Länge: 22,1 cm. Milchröhren stark gefärbt bei 14,7 cm.

Pflanze Nr. 49. Länge: 25,5 cm. Deutliche Milchröhrenfärbung bei 3,2 cm. Bei 6,5 cm Färbung zweifelhaft. Höher keine Färbung.

Durch die Unterbindung der Transpiration waren die Pflanzen somit nicht so stark geschädigt worden, daß die Milchröhren den Farbstoff nachträglich nicht mehr aufnahmen. Dies Ergebnis tritt bei *Euphorbia Peplus* wohl wegen der größeren Widerstandsfähigkeit deutlicher zutage als bei *Papaver*.

Die Resultate bei *Euphorbia Peplus* stimmten also vollständig mit den bei *Papaver* gefundenen überein.

Die Ergebnisse der beiden letzten Abschnitte lassen sich etwa folgendermaßen zusammenfassen.

1. Rose bengale wird in den gegliederten Milchröhren von *Papaver somniferum* und *Papaver Rhoeas* und in den ungegliederten einiger Wolfsmilcharten, unter anderen *Euphorbia Peplus*, auffällig stark gespeichert. Es ist dabei gleichgültig, ob die Lösung vom Wurzelpol oder vom Sproßpol aus zugeführt wird.

2. Es besteht ein Zusammenhang zwischen der Transpiration und der Speicherung des Farbstoffes.

3. Ein Anhaltspunkt für die Leitung des Farbstoffes in den Milchröhren ergab sich nicht.

VI. Ringelungsversuche.

Die Ringelungsversuche sollten die Frage entscheiden, ob eine Leitung des Farbstoffes in den Milchröhren stattfindet. Im Falle der Bejahung dieser Frage war dann auch wohl eine Bewegung anderer organischer oder anorganischer Stoffe in den Milchröhren anzunehmen.

Für die Ringelungsversuche mußten Pflanzen ausgewählt werden, bei denen die Milchröhren sämtlich in der Rinde liegen, sodaß der Ringelungsschnitt alle Milchröhren trifft. Als geeignet erwies sich *Euphorbia Peplus*.

In der Literatur habe ich keine Angaben über das Vorkommen markständiger Milchröhren bei dieser Pflanze gefunden, auch nicht in der Monographie Gauchers über *Euphorbia*. Wohl fand Gaucher (1898, S. 72) unter anderen auch bei *Euphorbia Peplus*, daß „ces mêmes laticifères se dirigent radialement à travers le bois ou les rayons médullaires, pour demeurer en contact des éléments ligneux, qu'ils suivent sur un trajet plus ou moins long". Bei den Euphorbien mit markständigen Milchröhren nennt er *Euphorbia Peplus* nicht (1898, S. 78). Solche „radial gegen das Holz" gerichteten Milchröhren können wohl nur an der Insertionsstelle der Blätter vorkommen. An der Stelle, wo die Holzelemente in das Blatt einbiegen, durchbrechen anscheinend Milchröhren diese horizontal gerichteten Teile des Xylems, um dann mit ihnen auf der Oberseite des Blattstengels ins Blatt einzutreten. Zum Marke hin vordringende Milchröhren habe ich nicht gesehen. Im Marke selbst fand ich niemals Milchröhren, auch nicht bei Pflanzen, die aus der Lösung von Rose bengale genommen waren, bei denen die Milchröhren durch die Rotfärbung auffielen. Ringelt man

Exemplare von *Euphorbia Peplus* und schneidet den Holzkörper an der Ringelungsstelle durch, so fließt kein Milchsaft aus, wie das z. B. bei *Euphorbia palustris* geschieht, welche markständige Milchröhren besitzt. Es dürften deshalb im Marke von *Euphorbia Peplus* keine Milchröhren vorkommen oder doch so selten, daß ihnen keine Rolle in der Stoffleitung zufallen kann.

Zu den Ringelungsversuchen wurden Pflanzen mit gut entwickeltem Holzkörper ausgewählt. Die geringelten Pflanzen wurden wie früher teils aufrecht teils umgekehrt in die Lösung gestellt. Zur Erleichterung des Vergleiches sind den folgenden Tabellen Auszüge aus den entsprechenden früheren (12 und 14) beigegeben worden.

Tabelle 17.
Versuchspflanze Nr. 50—52 und 22—24: *Euphorbia Peplus* L.
Farbstoff: Rose bengale 1 : 10000.
Eintauchtiefe: ca. 3 cm, bei den Kontrollpflanzen ca. 4 cm.
Versuchsdauer: 8 Tage, bei den Kontrollpflanzen 11 Tage.

	Nummer d. Pflanze	Länge d. Pflanze	Ringelung	Milchröhrenfärbung deutlich	Milchröhrenfärbung schwach od. fehlend
geringelt	50	24,4	3,9—4,3	5,1 6,3 18,8 20,4	zwischen 6,3 u. 18,8 mehreremal
	51	23,6	3,4—3,9	6,4 18,9 19,8	viermal zwischen 6,4 und 18,9
	52	21,5	4,4—4,8	17,5	5,7 11,9 15,7
nicht geringelt	22	20,8		14,9 16,8 19,3	zwischen 4,8 u. 12,7 mehreremal
	23	23,1		16,9 19,4	an fünf Stellen unter 16,9
	24	18,7		10,9 12,3 14,1 15,4	8,4 10,8

Tabelle 18.
Versuchspflanze Nr. 53—55 u. 26—28: *Euphorbia Peplus* L.
Farbstoff: Rose bengale 1 : 10000. Eintauchtiefe: ca. 4 cm.
Versuchsdauer: 7 Tage. Umgekehrte Einstellung.

	Nummer der Pflanze	Länge der Pflanze	Ringelung	Milchröhrenfärbung
geringelt	53	19,0	7,1—7,6	8,9 9,4 11,7
	54	16,4	4,4—4,9	6,1 (schwach) 9,3 11,8 13,1
	55	15,7	5,9—6,6	10,1 13,2
nicht geringelt	26	16,2		5,9 10,5 13,1 13,8?
	27	24,8		12,5 14,3 17,6
	28	16,8		7,2 10,4 14,3

Beim Vergleich ergibt sich, daß die Färbung bei geringelten Pflanzen ebenso oft vorkommt, wie bei nicht geringelten. Merkliche Unterschiede in der Intensität der Färbung traten ebenfalls nicht ein. Es fand sich sogar bei aufrecht eingestellten Pflanzen oberhalb der Ringelung an den der Inzisionsstelle benachbarten Knoten mehreremal deutlichere Färbung als bei nicht geringelten Pflanzen in der gleichen Höhe. In den der Schnittstelle benachbarten Internodien habe ich, abgesehen von der unmittelbaren Nähe der Schnittstelle, keine auffallende Färbung bemerkt. Die Färbung war wieder in der oberen Teilen der Pflanze bzw. bei umgekehrter Einstellung in den basalen Teilen am häufigsten zu finden, soweit diese nicht bereits vertrocknet waren.

Die Ringelungsversuche wurden noch mit einigen Abänderungen angestellt. So habe ich an der Schnittstelle die Rinde etwa 2 cm abgeschält und das geschälte Stück teilweise in die Lösung gestellt. Das Versuchsprotokoll von einer Pflanze folgt.

Versuchspflanze Nr. 56: *Euphorbia Peplus* L.

Länge: 12,8 cm. Farbstoff: Rose bengale 1 : 10 000. Rinde bis 1,7 cm entfernt. Eintauchtiefe: 0,9 cm. Versuchsdauer: 8 Tage.

Deutliche Färbung in den Milchröhren bei 10,3 cm Höhe.

Es wurde also auch bei dieser Versuchsanordnung der Farbstoff in den Milchröhren gefunden.

Obwohl die Aufnahme des Farbstoffes an dem oberen Rand der Inzisionsstelle zumal nach der oben erwähnten Untersuchung der benachbarten Teile wenig wahrscheinlich erschien, suchte ich einen etwa daraus hervorgehenden Fehler zu eliminieren, indem ich die Milchröhren am oberen Rande des Schnittes mit flüssigem Wachs schloß. Die Ergebnisse des Versuches sind aus der folgenden Tabelle ersichtlich.

Tabelle 19.

Versuchspflanze Nr. 57—62: *Euphorbia Peplus* L.
Farbstoff: Rose bengale 1 : 10 000. Eintauchtiefe: ca. 3 cm.
Geringelt, oberer Rand in Wachs.

	Nummer der Pflanze	Länge der Pflanze	Ringelung	Milchröhrenfärbung
aufrecht eingestellt 11 Tage	57	22,2	3,5—5,1	6,4 9,2 10,3 14,4 15,7
	58	26,4	3,6—4,5	19,2 22,1
	59	19,8	3,8—4,8	9,5 13,3
umgekehrt eingestellt 13 Tage	60	19,3	5,1—6,0	15,7 16,5
	61	21,7	10,8—11,7	14,4 15,9
	62	15,3	6,0—7,4	10,1 (schwach) 11,7

Auch wenn die Milchröhren eigens zugeschmolzen waren, ergaben sich übereinstimmende Resultate mit den nicht geringelten Pflanzen.

Damit ist wohl zweifellos bewiesen, daß der Farbstoff nicht an der Eintrittsstelle der Lösung in die Milchröhren eindringt. Die Zuleitung des Farbstoffes muß seitlich vom anderen Gewebe her erfolgen. Dieses Gewebe kann nur das Xylem sein. Denn abgesehen von den früher besprochenen Beziehungen zwischen Gefäßen und Milchröhren sind ja alle Teile der Rinde ebenfalls von dem Ringelungsschnitte durchbrochen.

Damit ist noch nicht bewiesen, daß überhaupt keine Bewegung des Farbstoffes in den Milchröhren stattfindet. Es wäre denkbar, daß der Farbstoff an einer Stelle aufgenommen werde und durch Strömung oder Diffusion in den Milchröhren weiter fortschreite. Es wäre beispielsweise möglich, der Übertritt des Farbstoffes zu den Milchröhren geschähe nur in der Nähe der Vegetationspunkte und die Ausbreitung fände von hier aus in den Milchröhren statt. Um eine derartige Bewegung zu hindern, legte ich den Pflanzen Doppelringelungen an und untersuchte die Stelle zwischen den Ringelungen. Die Ergebnisse dieses Versuches sind in der folgenden Tabelle zusammengestellt.

Tabelle 20.

Versuchspflanze Nr. 63—66: *Euphorbia Peplus* L.
Farbstoff: Rose bengale 1:10000. Eintauchtiefe: ca. 3 cm.
Versuchsdauer: 14 Tage. Doppelringelung.

	Nummer d. Pflanze	Länge d. Pflanze	Erste Ringelung	Zweite Ringelung	Milchröhren-färbung
aufrecht eingestellt	63	24,3	3,5–4,6	7,5—8,3	5,4 6,3 7,2 13,5 17,9
	64	11,9	5,7—6,8	10,1—11,9	7,3 8,0
umgekehrt eingestellt	65	23,2	8,1—9,6	14,7—15,6	10,4 11,5 13,1?
	66	20,2	8,4—9,3	14,5–15,3	11,3 11,9 13,5

Pflanze Nr. 64 war bei 11,9 cm Höhe abgeschnitten. Bei den beiden umgekehrt eingestellten Pflanzen war der basale Teil bis zur Ringelungsstelle vertrocknet. Es sind daher nur bei der ersten Pflanze Angaben über die Färbung der Milchröhren oberhalb der zweiten Ringelung verzeichnet.

Zwischen den Einschnitten trat die Färbung der Milchröhren in gleicher Häufigkeit und Intensität auf wie bei nicht geringelten Pflanzen in entsprechender Höhe. Der Farbstoff wurde also nicht von den Vegetationspunkten her in den Milchröhren geleitet. Bei Wiederholung des Versuches wurde die Versuchsdauer auf 7 bzw. 11 Tage herabgesetzt. Der Erfolg blieb der gleiche.

Da die Färbung zwischen den Ringelungsschnitten wieder vorzüglich an den Knoten auftrat, wurden Pflanzen mit langen Internodien ausgewählt und die Ringelungen so nahe zusammengelegt, daß keine Blattnarbe dazwischenfiel. Der Versuch wurde

an 7 Pflanzen angestellt. Bei einer trat nur schwache Rötung der Milchröhren zwischen den Ringelungsschnitten auf. Die übrigen Pflanzen wiesen in dem abgetrennten Internodium deutliche Rotfärbung in den Milchröhren auf.

Das Eindringen des Farbstoffes in die Milchröhren war also nicht etwa an eigens disponierte Zonen gebunden. Zugleich steht fest, daß eine Bewegung des Farbstoffes in den Milchröhren in nennenswertem Umfange nicht stattfindet.

Einige Pflanzen wurden dreimal geringelt. Bei einer Pflanze fand ich oberhalb der drei Ringelungen noch Milchröhrenfärbung.

Nach diesen Versuchen war zu erwarten, daß die Abtötung eines Rindenstückes rings um die Pflanze die Speicherung des Farbstoffes in den oberhalb der getöteten Stelle gelegenen Milchröhren ebensowenig wie die Ringelung verhindern würde. Ich umwickelte zu diesem Zwecke eine Stelle der Pflanze mit Watte und träufelte darauf Chloroform. Nach einer halben Stunde war das Rindengewebe abgetötet. Das Resultat veranschaulicht die folgende Tabelle.

Tabelle 21.

Versuchspflanze Nr. 67—70: *Euphorbia Peplus* L.
Farbstoff: Rose bengale 1:10000.
Eintauchtiefe: ca. 4 cm, bei Pflanze Nr. 68 ca. 2 cm.
Versuchsdauer: 12 Tage. Eine Stelle mit Chloroform abgetötet.

	Nummer der Pflanze	Länge der Pflanze	Abgetötete Stelle	Milchröhrenfärbung
aufrecht eingestellt	67	23,7	6,1—8,3	11,5 (schwach) 13,5 16,2 18,4
	68	29,8	2,4—4,6	17,9 (schwach) 26,3 26,8
umgekehrt eingestellt	69	18,3	7,2—9,1	13,1 14,0 13,3 18,1?
	70	18,1	7,9—9,8	12,8 (schwach) 16,2

Die Abtötung des Rindengewebes ringsum den Stamm hindert also ebenfalls das Eindringen des Farbstoffes in die Milchröhren nicht. In der abgetöteten Zone waren die Milchröhren nicht gefärbt. War die Rinde vollständig zusammengeschrumpft, so hatte das ganze Gewebe, die Milchröhren nicht ausgenommen, eine schwache Rötung angenommen, die weit entfernt war von der starken Rotfärbung der Milchröhren unterhalb und oberhalb der abgetöteten Stelle. Es spricht also auch dieser Versuch für die Zuleitung des Farbstoffes von den Gefäßen her.

Für die Erklärung der Färbung konnten a priori folgende Möglichkeiten in Betracht kommen.

1. Die Erscheinung konnte zu der Annahme führen, es fände eine Stoffbewegung in den Milchröhren statt.

2. Man konnte an eine Beteiligung von Diffusionsvorgängen in den Milchröhren denken.

3. Der Farbstoff konnte mit dem Wasserstrom in den Gefäßen emporsteigen und in horizontaler Richtung den Milchröhren zugeführt werden.

Um den zweiten Punkt vorauszunehmen, so ist nicht zu bezweifeln, daß der in die Milchröhren eingedrungene Farbstoff sich dort durch Diffusion weiterbewegt, aber für eine so schnell fortschreitende Bewegung — bei *Papaver* war die Färbung nach 24 Stunden ca. 50 cm über der Eintrittsstelle zu finden — kann die Diffusion keine Erklärung liefern. Übrigens wäre durch den Ausfall der Ringelungsversuche auch diese Möglichkeit abgeschnitten.

Ebenso lieferten die Ringelungsversuche den Nachweis, daß der Farbstoff nicht durch irgendwelche Bewegungsvorgänge in den Milchröhren emporgeleitet wird.

Es bleibt somit nur der dritte Weg übrig. Die peripheren Teile des Stengels geben andauernd Wasser ab. Der Verlust wird ausgeglichen durch Zuführung von Wasser von den Gefäßen her. Auf diesem Wege passiert der in dem Wasser gelöste Farbstoff die Milchröhren, wo er, wie wir sahen, in so beträchtlicher Menge gespeichert wird. Die Milchröhren werden also wie die benachbarten Parenchymzellen von den Gefäßen her seitlich mit Wasser versorgt.

Wenn in unserem Falle keine Bewegung des Farbstoffes und auch wohl keine anderen Stoffbewegungen in nennenswertem Maße auftraten, so ist damit noch nicht mit Sicherheit nachgewiesen, daß in den Milchröhren der intakten Pflanze keine Strömungserscheinungen vorkommen. Bei Annahme einer solchen Bewegung in den Milchröhren wäre eine Sistierung wohl am ehesten durch Änderung der osmotischen Verhältnisse in der Umgebung der Milchröhren denkbar. Für eine solche Änderung scheint aber kein Grund vorzuliegen. Die in der Überschrift gestellte Frage dürfte deshalb dahin zu beantworten sein, daß aus den Färbungsvorgängen kein Beweis für eine Stoffbewegung in den Milchröhren herzuleiten ist, daß vielmehr die beschriebenen Versuche es wahrscheinlich gemacht haben, daß eine Stoffbewegung auch in den Milchröhren der normalen Pflanze in bedeutendem Maße nicht stattfindet.

Man könnte übrigens bei der auffällig starken Speicherung des Farbstoffes an eine ökologische Funktion des Milchsaftes denken, nämlich stark schädigende Stoffe, wie es die Farbstoffe sind, zu binden und dadurch die Gefahr für den Pflanzenkörper zu beseitigen.

Nun klären sich leicht einige oben erwähnte Beobachtungen. Die sowohl bei *Papaver* wie bei *Euphorbia Peplus* gefundene Unregelmäßigkeit in der Färbung der Milchröhren dürfte ihren Grund haben in der größeren oder geringeren Entfernung der Milchröhren von dem Xylem, wie auch tatsächlich einigemal den Gefäßen benachbarte Milchröhren intensivere Färbung aufwiesen. Besonders die häufige Milchröhrenfärbung an den Knoten dürfte durch

die hier oft sehr geringe Entfernung des Xylems von den Milchröhren beeinflußt sein. Außerdem blieb in den Windungen und Krümmungen der Milchröhren an den Knoten stets Milchsaft erhalten, während die geraden Röhren in den Internodien oft milchsaftfrei waren.

Die starke Färbung der Milchröhren in der Nähe der Sproßspitze und bei umgekehrter Einstellung am Wurzelpol könnte durch stärkere Konzentration des Farbstoffes zustande kommen. Infolge der starken Abgabe von reinem Wasser und des Nachströmens der Lösung wird die Flüssigkeit im oberen Xylem immer mehr mit dem Farbstoff gesättigt. So wird hier auch wohl mehr Farbstoff in das Gewebe eindringen.

Es wurde mithin in diesem Abschnitte nachgewiesen, daß der Farbstoff nicht durch Strömungen in den Milchröhren bewegt wird und somit seitliche Zuleitung von den Gefäßen her stattfinden muß. Strömungen in den Milchröhren der intakten Pflanze erscheinen nicht als wahrscheinlich.

VII. Sind doppelt angeschnittene Milchröhren als lebende Zellen anzusehen?

Da von den zwischen zwei Ringelungsschnitten liegenden Milchröhren immer nur einzelne den Farbstoff speicherten, andere ungefärbt bleiben, so lag die Annahme nahe, daß nur die speichernden als lebende, osmotisch wirksame Zelle funktionieren, die anderen dagegen abgestorben waren. In erster Linie war hier festzustellen, ob in den Milchröhrenstücken zwischen zwei Ringelungsschnitten die Zellkerne nicht desorganisiert waren. Die Pflanzen hatten wie gewöhnlich in Rose-bengale-Lösung gestanden; zu einem Versuche wurde Safranin verwendet. In beiden Fällen war die Färbung der Milchröhren zwischen den Ringelungsschnitten deutlich eingetreten. Es wurden nun Schnitte mit gefärbten Milchröhren in Methylgrünessigsäure gelegt und dann auf Kerne untersucht. Im Grundgewebe waren die Kerne leicht zu erkennen. Trotz der Erschwerung der Untersuchung durch den Milchsaft gelang es einigemal in den Milchröhren Kerne normalen Aussehens aufzufinden. Aber auch in Milchröhren, die Rose bengale nicht oder doch nur schwach gespeichert hatten, konnten einigemal Kerne festgestellt werden. Somit dürften es nicht kernlose und deshalb abgestorbene Milchröhrenstücke sein, welche die Farbstoffspeicherung verweigern. An den durchschnittenen Milchröhrenenden könnte ein Abschluß hergestellt werden nach Art der von Schmidt (1882, S. 462) und Schwendener (1885, S. 331) bei Verwundungen konstatierten Verschlußbildungen durch Zusammenpressung von seiten des Nachbargewebes oder durch Neubildung von Zellulosemembranen. Außerdem muß das Wandplasma an den Wundstellen regeneriert werden. Beachtet man noch das Ausbleiben der Färbung in den chloroformierten Zonen und die osmotische Wirksamkeit der durch

Doppelringelung abgetrennten Milchröhrenstücke, so dürfte es gerechtfertigt sein, solche doppelt angeschnittene Milchröhren als vollwertige Zellen anzusehen.

VIII. Geleitzellen.

Die bei *Papaver somniferum* gefundene Färbung der Geleitzellen untersuchte ich noch an einigen anderen Objekten. Zu den Versuchen, deren Ergebnisse hier folgen, diente als Versuchspflanze *Zea Mays L.* Die Lösungen hatten die Konzentration 1 : 10 000.

Naphtolgelb S. 4 Tage.

Sklerenchymscheide und benachbartes Grundgewebe wiederholt gefärbt, Siebteil zuweilen schwach, Geleitzellen nicht stärker als Siebröhren.

Orangegelb. 4 Tage.

Sklerenchymscheide und Grundgewebe an mehreren Stellen deutlich gefärbt. Siebröhren und Geleitzellen ohne Färbung.

Auramin. 6 Tage.

Wiederholt Sklerenchymfärbung. Siebteil in einigen Fällen schwach gefärbt, Geleitzellen nicht stärker als Siebröhren.

Eosin. 6 Tage.

Siebröhren schwach gefärbt, Geleitzellen deutlich stärker.

Erythrosin. 2 Tage.

Kräftige Färbung der Geleitzellen. Siebröhren schwach oder nicht gefärbt.

Fluorescein. 4 Tage.

Sklerenchymscheide wiederholt gefärbt. Siebteil ungefärbt

Phloxin BBN. 4 Tage.

Geleitzellen einigemal deutlich rot. Siebröhren zuweilen schwach gerötet.

Rose bengale. 2 Tage.

Geleitzellen stark gefärbt, Siebröhren schwach.

Methylenblau. 3 Tage.

Anscheinend Geleitzellen einigemal deutlicher gefärbt als die Siebröhren.

Safranin. 3 Tage.

Siebteil gefärbt. Stärkere Färbung der Geleitzellen nicht mit Sicherheit erkennbar.

Naphtolgelb S, Orangegelb und Fluorescein riefen also deutliche, teilweise starke Färbung im Gewebe hervor, Geleitzellenfärbung jedoch trat abgesehen von schwachen Spuren bei Naphtolgelb S nicht ein.

Von den basischen Milchröhrenfarbstoffen färbte anscheinend Methylenblau in einigen Fällen die Geleitzellen. Die sauren Farbstoffe Eosin, Erythrosin, Phloxin BBN und Rose bengale wurden deutlich in den Geleitzellen gespeichert. Einzelheiten über die Versuche mit Erythrosin und Rose bengale sind aus den folgenden Tabellen zu ersehen.

Tabelle 22.

Versuchspflanze Nr. 71: *Zea Mays* L. Länge der Pflanze: 71,3 cm.
Farbstoff: Erythrosin 1 : 10000. Eintauchtiefe: ca. 5 cm.
Versuchsdauer: 2 Tage.

Höhe	
5,8	Geleitzellen deutlich, Siebröhren schwach oder nicht gefärbt. Sklerenchymscheide und Grundgewebe ohne Färbung.
19,3	Geleitzellen deutlich, Siebröhren schwach gefärbt. Übriges Gewebe ungefärbt.
34,9	In einigen Gefäßbündeln Geleitzellen deutlich, Siebröhren schwach gefärbt.
53,7	Einigemal Siebröhren schwach, Geleitzellen stärker gefärbt.
69,3	Das ganze Gewebe ungefärbt.

Tabelle 23.

Versuchspflanze Nr. 72: *Zea Mays* L. Länge der Pflanze: 69,4 cm.
Farbstoff: Rose bengale 1 : 10000. Eintauchtiefe: ca. 5 cm.
Versuchsdauer: 6 Tage.

Höhe	Grundgewebe u. Skler.-Scheide	Siebröhren	Gefäßwandungen	Geleitzellen
9,1	ungefärbt	schwach rot	rot	stark rot
22,6	ungefärbt	schwach rot	rot	stark rot
32,2	ungefärbt	schwach rot	rot	stark rot
44,1	ungefärbt	schwach rot	rot	stark rot
53,6	ungefärbt	schwach rot	rot	rot
56,3	ungefärbt	ungefärbt	ungefärbt	ungefärbt

Nach oben zu nahm die Zahl der gefärbten Gefäße und Geleitzellen ab. Bei dem höchsten Knoten, der bei den Pflanzen beider Tabellen ca. 55 cm über der Eintrittsstelle der Lösung lag, hörte die Färbung regelmäßig auf. Die Tabellen bieten ähnliche Bilder wie bei *Papaver*, nur treten für die Milchröhren die Geleitzellen ein.

Die Übereinstimmung zwischen Milchröhren und Geleitzellen ist jedenfalls auffällig. Ob damit eine physiologische Gemeinschaft zum Ausdruck kommt, wage ich nicht zu behaupten.

IX. Zusammenfassung.

1. Einige Farbstoffe wurden in den Milchröhren stark gespeichert; andere ließen trotz deutlicher Fär-

bung sonstiger Gewebeteile die Milchröhren ungefärbt.

2. Eine Gruppe der Milchröhrenfarbstoffe wurde auch in den Geleitzellen gespeichert. Die zweite Farbstoffgruppe färbte die Geleitzellen nicht oder fast nicht, während andere Gewebeelemente deutliche Färbung aufwiesen.

3. Leitung des Farbstoffes in den Milchröhren fand in nennenswertem Umfange nicht statt. Der Farbstoff wird seitlich von den Gefäßen her zugeführt. Vorbedingung ist periphere Wasserabgabe.

4. Doppelt angeschnittene Milchröhren funktionieren als physiologisch vollwertige Zellen.

5. Die Versuche machen es wahrscheinlich, daß die Milchröhren nicht als Leitungsorgane anzusehen sind.

Vorliegende Arbeit wurde ausgeführt im Botanischen Institut der Universität Münster, das zur Zeit unter Leitung des Herrn Privatdozenten Dr. Heilbronn steht. Es ist mir eine angenehme Pflicht, ihm als meinem hochgeschätzten Lehrer und Berater für die vielseitige gütige Unterstützung meinen verbindlichsten Dank auszusprechen.

Literatur-Verzeichnis.

De Bary, A., Vergleichende Anatomie der Vegetationsorgane. Leipzig 1877.

Bernard, Ch., Quelques remarques à propos du rôle physiologique du latex. (Ann. d. jard. Bot. de Buitenzorg. 1910. Suppl. 3.)

Bruschi, D., Contributo allo studio fisiologico del latice. (Annali di Botanica 1909. Bd. 7.)

Faivre, E., Recherches sur la circulation et le rôle du latex dans le Ficus elastica. (Ann. sc. nat. Bot. 1866. Ser. 5. Bd. 6.)

— Etudes physiologiques sur le latex du Mûrier blanc. (Ebenda. 1869. Ser. 5. Bd. 10.)

— Recherches sur la formation du latex et les laticifères pendant l'évolution germinative chez l'embryon du Tragopogon porrifolius. (Comptes rendus. 1879. Bd. 88.)

Gaucher, L., Étude anatomique du genre *Euphorbia* L. Paris 1898.

— Du rôle des laticifères. (Ann. sc. nat. Bot. 1900. Ser. 8. Bd. 12.)

Haberlandt, G., Zur physiologischen Anatomie der Milchröhren. (Sitzgsber. d. Wiener Akad. 1883. Bd. 87. Abt. 1.)

— Physiologische Pflanzenanatomie. Leipzig 1909.

Hansen, A., Über Fermente und Enzyme. (Arbeiten d. bot. Inst. Würzburg. 1888. Bd. 3.)

Hanstein, J., Die Milchsaftgefäße und die verwandten Organe der Rinde. Berlin 1864.

v. Höhnel, F., Zur Erklärung des Vorkommens koagulierten Milchsaftes im Innern der Tracheen Milchsaft führender Pflanzen. (Österr. bot. Zschr. 1878. Bd. 28.)

Kienitz-Gerloff, F., Die Protoplasmaverbindungen zwischen benachbarten Gewebeelementen in der Pflanze. (Bot. Ztg. 1891. Bd. 49.)
Kniep, H., Über die Bedeutung des Milchsaftes der Pflanzen. (Flora. 1905. Bd. 94.)
— Die Funktion des Milchsaftes. (Sep.-Abdr. aus „Rubber Recueill". Amsterdam 1914.)
Küster, E., Über die Aufnahme von Anilinfarbstoffen in lebende Pflanzenzellen. (Jahrb. f. wiss. Bot. 1912. Bd. 50.)
Molisch, H., Studien über den Milchsaft und Schleimsaft der Pflanzen. Jena 1901.
Pirotta, R. e Marcatili, L., Sui rapporti tra i vasi laticiferi ed il sistema assimilatore nelle piante. (Ann. dell'Ist. bot. di Roma. 1885. Bd. 2.)
Ruhland, W., Studien über die Aufnahme von Kolloiden durch die pflanzliche Plasmahaut. (Jahrb. f. wiss. Bot. 1912. Bd. 51.)
Schimper, A. F. W., Über die Bildung und Wanderung der Kohlehydrate in Laubblättern. (Bot. Ztg. 1885. Bd. 43.)
Schmidt, E., Über den Plasmakörper der gegliederten Milchröhren. (Bot. Ztg. 1882. Bd. 40.)
Schullerus, J., Die physiologische Bedeutung des Milchsaftes von *Euphorbia Lathyris* L. (Abhandl. d. bot. Ver. d. Prov. Brandenb. 1882. Bd. 24.)
Schultz, G., Farbstofftabellen. Berlin 1914.
Schwendener, S., Einige Beobachtungen an Milchsaftgefäßen. (Sitzgsber. d. Berl. Akad. 1885. 1. Halbbd.)
Tobler, Fr., Physiologische Milchsaft- und Kautschukstudien. (Jahrb. f. wiss. Bot. 1914. Bd. 54.)
Trécul, A., De la présence du latex dans les vaisseaux spiraux réticulés, rayés et ponctués, et de la circulation dans les plantes. (Ann. sc. nat. Bot. 1857. Ser. 4. Bd. 7.)
— Rapports des vaisseaux du latex avec le système fibro-vasculaire. Ouvertures entre les laticifères et les fibres ligneuses ou les vaisseaux. (Comptes rendus. 1865. Bd. 60.)
Treub, M., Notice sur l'amidon dans les laticifères des Euphorbes. (Ann. d. jard. Bot. de Buitenzorg. 1883. Bd. 3.)
Tromp de Haas, W. R., Relation entre la composition du latex du Hevea brasiliensis et la saignée. (Ann. d. jard. Bot. de Buitenzorg. 1910. Suppl. 3.)
Vogl, A., Beiträge zur Kenntnis der Milchsaftorgane der Pflanzen. (Jahrb. f. wiss. Bot. 1866. Bd. 5.)

Über die Größe und Beschaffenheit der Zellkerne mit besonderer Berücksichtigung der Systematik.

Von

Emmy Klieneberger, Frankfurt a. M.

Mit Tafel I und 3 Abbildungen im Text.

Inhalt.

I. Einleitung.

„Es gibt in der ganzen Biologie nichts Analoges, wo sich die Abnahme eines Teiles oder die Zugabe anderer Teile so genau und sicher durch zahlreiche Generationen erhalten, vererben würde, wie die Chromosomenzahl", so formuliert Nemec (1910) seine Anschauung von der Konstanz der Chromosomenzahlen. Zwar dürfen wir es wohl heute nach den Untersuchungen der letzten Jahre als eine Tatsache ansehen, daß die Chromosomenzahlen in den somatischen Zellen Schwankungen unterworfen sind. Trotzdem aber scheinen sie in den Geschlechtszellen derart konstant sich zu verhalten, daß Erhaltung einer Normalzahl durch die Generationen sichergestellt ist. Tischler spricht sich (1915) in diesem Sinne

aus. Er glaubt daher auch an die Möglichkeit einer Verknüpfung der Chromosomenforschung mit systematischer Betrachtungsweise.[1]) Abgesehen von der Chromosomenzahl darf man wohl, wie später ausführlicher gezeigt werden soll, die Größe und Beschaffenheit der Zellkerne als Charakteristikum einer Pflanzenspezies betrachten. Auch hier kann man daher die Frage aufwerfen: Darf die Kerngröße und Beschaffenheit mit systematischen Gesichtspunkten verknüpft werden? Es ist schon lange bekannt, daß in gewissen Pflanzenfamilien die Kerne groß, in anderen klein sind. Spezielle Untersuchungen über diesen Gegenstand liegen in der botanischen Literatur nur von zwei Seiten vor, und auch diese sind wenig umfassend. Strasburger bringt in seiner Abhandlung: „Über die Wirkungssphäre der Kerne und die Zellgröße" (1893) eine kleine Tabelle mit Angaben über die Kerngröße in den embryonalen Geweben verschiedener Pflanzen, aus der er neben anderen Folgerungen den Schluß zieht: „So kommen besonders große Kerne den Vegetationspunkten der Liliaceen zu, so auch dem embryonalen Gewebe der Coniferen, relativ kleine hingegen den meisten Dicotylen." Zimmermann (1894) wurde durch seine Untersuchungen über die Kerngröße in verschiedenen Pflanzenteilen zu derselben Anschauung geführt, die er in seiner „Morphologie und Physiologie des pflanzlichen Zellkernes" in folgenden Sätzen ausspricht: „Ob sich die Größe der Kerne bei der systematischen Einteilung der Gewächse als Merkmal verwenden lassen wird, ist nach den vorliegenden Untersuchungen nicht mit Sicherheit zu beurteilen. Immerhin scheinen doch gewisse Familien, wie z. B. die Liliaceen, Orchideen, Coniferen u. a. durch relativ bedeutende Kerngröße

[1]) Es mag eine solche Verknüpfung möglich sein, wie besonders aus der Zusammenstellung und den Ausführungen von Tischler (1915) hervorgeht, wo es sich um die systematische Gruppierung sehr nahe verwandter Organismen handelt. Für die systematische Beurteilung weiterer Verwandtschaftskreise kommen dagegen die Chromosomenzahlen wohl kaum in Betracht. Dies zeigt auch die folgende Zusammenstellung, die die bekannten Chromosomenzahlen der hier untersuchten Spezies nach Tischler (1915) wiedergibt.

Scitamineae.	
Musa Basjoo	11
Canna indica	8
Liliaceae.	
Tulipa gesnereana	12
Tulipa silvestris	12
Lilium candidum	12
Scilla sibirica	8
Hyacinthus orientalis	8
Allium Cepa	8
Chlorophytum Sternbergianum	12
Hosta ovata	24
Hosta Sieboldiana	24
Dasylirion acrotrichum	10—12
Convallariaceae.	
Convallaria majalis	16
Polygonatum multiflorum	12
Yucca aloifolia	22—26
Pontederiaceae.	
Eichhornia crassipes	16
Amaryllidaceae.	
Zephyranthes Atamasco	12
Agave virginica	12
Agave americana	sehr viele
Iridaceae.	
Iris florentina	12
Gramineae.	
Zea Mays	9—12 (je nach d. Rassen)
Oryza sativa	12
Avena sativa	8
Secale cereale	8
Triticum vulgare	8

ausgezeichnet zu sein, während z. B. die meisten Dicotylen relativ kleine Kerne besitzen."

Inwieweit den eben ausgesprochenen Ansichten Berechtigung zukommt, habe ich nun durch speziellere Untersuchungen auf einem beschränkten Gebiet zu ermitteln gesucht, und zwar wurden zur Untersuchung eine Anzahl monokotyler Familien ausgewählt. Neben der Größe der Zellkerne wurde in der vorliegenden Arbeit auch ihre sonstige Beschaffenheit, insbesondere ihr morphologischer Bau, bis zu gewissem Grade berücksichtigt. Ehe jedoch auf die Bedeutung der Kerngröße und Beschaffenheit für die Systematik eingegangen werden kann, sind einige andere Fragen zu behandeln.

Wenn wir die Größe der Kerne bei verschiedenen Pflanzen miteinander vergleichen wollen, so müssen wir uns zuerst darüber klar werden, ob wir einer Pflanzenspezies überhaupt eine konstante Kerngröße zuschreiben dürfen. Im folgenden wollen wir es versuchen, mit Benutzung der Literatur ein Urteil über diesen Gegenstand zu gewinnen. Durch die bedeutungsvollen Untersuchungen von Gerassimoff an Spirogyren und von Boveri an thely-arrheno-amphi- und diplokaryotischen Echinidenkeimen ist es exakt bewiesen, daß bei diesen Objekten wenigstens ein fundamentaler Zusammenhang zwischen Kerngröße und Zellgröße besteht. Die Frage nach der konstanten Kerngröße ist daher aufs engste verquickt mit dem Problem der konstanten oder, um einen Ausdruck Drieschs zu gebrauchen, der „fixen Zellgröße". Orientieren wir uns daher zunächst über dieses Problem. — E. Amelung untersuchte auf Veranlassung von Sachs (1893), ob Beziehungen bestehen zwischen dem Volumen der Zellen und dem Volumen der Pflanzenorgane. Seine Untersuchungen führten zu dem Ergebnis: „Verschieden große Organe gleicher Art desselben Pflanzenindividuums bestehen aus Zellen von gleicher oder nahezu gleicher Größe." Strasburger vertrat ebenso die Ansicht, daß in einem bestimmten Entwickelungsstadium die Größe der Zellen für jedes Gewebe innerhalb einer Spezies erblich fixiert sei. Auch die Zoologen Rabl (1899), Conklin (1902), Boveri (1904) wurden, gestützt auf morphologische Untersuchungen, zu dieser Anschauung geführt. Ganz besonders aber schienen die entwicklungsgeschichtlichen Untersuchungen Drieschs für die Auffassung der Konstanz der Zellgröße zu sprechen. Driesch isolierte die Blastomeren des sich entwickelnden Seeigelkeimes auf dem 2., 4., 8. . . . Zellenstadium. Bei der Aufzucht der isolierten Blastomeren zeigte sich, daß die Zellenzahl der $1/2$ Larve auf die Hälfte, der $1/4$ Larve auf ein Viertel, der $1/8$ Larve auf ein Achtel der Normalzahl reduziert war. Dagegen war die Zellgröße in den einzelnen Geweben unverändert. Dieses Ergebnis führte Driesch zu der Anschauung, die sich bezeichnend in den folgenden Sätzen ausspricht: „Eine regulatorische Zellverkleinerung ist aber dem Organismus, wenigstens dem Echinidenorganismus, nicht möglich. Wie der Architekt verfährt, der mit Ziegelsteinen gleicher Größe ein kleines Wohnhaus und einen großen Palast, eine große Kirche errichtet,

so verfährt er auch hier." Oder: „Die Zellengröße der Zellen einzelner spezifischer Organe scheint eine so fest fixierte Größe zu sein, wie es die optischen Richtungen am Kristall sind."

Nach der Ansicht der bisher zitierten Autoren müßten wir also die Zellgröße und somit auch die mit ihr im Zusammenhang stehende Kerngröße für jedes Gewebe oder besser noch jeden Gewebebezirk in bestimmtem Entwicklungszustand als eine erblich fixierte Konstante betrachten. Nun liegen aber sowohl auf botanischem wie auf zoologischem Gebiet eine ganze Reihe von Angaben vor, nach denen durch Messungen festgestellt ist, daß in sehr vielen Fällen ein Zusammenhang zwischen Körpergröße, Zell- und Kerngröße einerseits, zwischen Organgröße, Zell- und Kerngröße andererseits besteht. Es steht hier Untersuchungsergebnis gegen Untersuchungsergebnis. Wir wüßten nicht, auf welche Seite wir uns stellen sollten, wenn uns nicht neuere Untersuchungen gelehrt hätten, das Problem der Zell- und Kerngröße in ganz anderem Lichte zu sehen. Dank der schon oben erwähnten Untersuchungen Gerassimoffs und Boveris, vor allem aber dank der vielseitigen und umfassenden Arbeiten R. Hertwigs und seiner Schüler dürfen wir heute die Zell- und Kerngröße nicht mehr als eine Konstante, sondern als eine von mannigfachen Faktoren abhängige Variable betrachten. Gerassimoff und Boveri stellten fest, daß die Zellgröße in Abhängigkeit von der Kerngröße steht und daß beide eine Funktion des Chromatingehaltes sind. Hertwig wurde durch Gerassimoff und Boveri zur Formulierung des Begriffs der Kernplasmarelation geführt. Aber nicht nur Zell- und Kerngröße, auch die Kernplasmarelation ist ein variabler Faktor. Sie schwankt in der teilungsfähigen Zelle zwischen Kernplasmanorm und Kernplasmaspannung. Sie ändert sich während der Entwicklung der Gewebe. Sie wird beeinflußt von den Außenbedingungen und zeigt uns so, wie diese den Stoffumsatz in der Zelle verändern. Die Kernplasmarelation ist so ein Anzeiger für die zellulären Vorgänge.

Mit großer Klarheit sehen wir nun das eine: Zell- und Kerngröße sind variabel. Doch ist diese Variabilität, das zeigen uns alle Untersuchungen, keine beliebige, sondern eine zwischen gewissen Grenzen schwankende. Uns, die wir im Banne der heutigen exakten Erblichkeitsforschung stehen, erscheint nichts einleuchtender als dieses Ergebnis. Zell- und Kerngröße sind ebenso wie jede andere Eigenschaft zwar für jede Spezies erblich fixiert, d. h. sie sind genotypisch festgelegt, aber in ihrer Erscheinungsform, ihrem Phaenotypus, sind sie modifizierbar. Gewiß ist diese Modifizierbarkeit, je nach der Spezies, je nach dem Gewebe, bald größer, bald geringer. Unter Umständen mag sie praktisch gleich null sein. Vorhanden ist sie aber immer. Von diesem Gesichtspunkt aus sind auch die sich widersprechenden, auf morphologischen Untersuchungen basierenden Resultate verständlich.

Können wir nun trotz ihrer Variabilität die Kerngröße verschiedener Spezies miteinander vergleichen? Diese Frage müßten wir mit ja beantworten, wenn wir uns über die Variationsweite

im klaren wären. Genaue Untersuchungen über den Grad der Variabilität der Kerngröße bei einzelnen Organismen liegen nicht vor. Trotzdem läßt sich auf Grund der Literatur eine Vorstellung darüber gewinnen. Die Untersuchungen Hertwigs und seiner Schüler zeigen, daß bei Infusorien die Kerngröße, extremen Bedingungen unterworfen, recht erheblich schwanken kann. Ein Variieren unter dem Einfluß der Außenbedingungen ergaben auch eine Reihe von Untersuchungen an sich entwickelnden Seeigellarven. Doch sind hier die Schwankungen lange nicht so beträchtlich wie bei den Infusorien. Es läßt sich dies leicht verstehen aus der Überlegung, daß die Veränderung der Kern- und Zellgröße die einzig mögliche Größenregulation für den einzelligen Organismus darstellt. Der vielzellige Organismus dagegen kann seine Größe sowohl durch Abänderung der Zahl als auch durch Abänderung der Größe seiner Elementarbausteine regulieren. So können wir wohl schließen, daß durchgehends die Variabilität der Zell- und Kerngröße beim vielzelligen Organismus geringer sein wird als beim Einzeller. Auch läßt es sich vermuten, wie Chambers (1908) ausführt, daß die Konstanz der Zell- und Kerngröße mit fortschreitender Organisation zunimmt. Sehen wir doch überall mit höherer Entwicklung Hand in Hand gehen ein Streben nach konstanten inneren Arbeitsbedingungen! Wir brauchen nur an die in sehr geringem Maße schwankende Bluttemperatur der Vögel und Säugetiere oder an die Verhältnisse des osmotischen Druckes bei den Tieren zu denken. Mit Recht macht Chambers darauf aufmerksam, daß gerade diejenigen Untersuchungen, die für eine „fixe“ Zell- und Kerngröße zu sprechen scheinen, an hochorganisierten Formen angestellt wurden. So benutzte Amelung zu seinen Messungen Angiospermen; Rabl untersuchte Säugetiere, Conklin und Boveri menschliche Gewebe. Dies alles spricht für geringe Variabilität der Kerngröße in den Geweben höherer Pflanzen. Geringe Schwankungen aber sind für die später zu besprechenden Untersuchungen kaum von Bedeutung, da es sich beim Vergleich verschiedener Arten meist um beträchtlichere Größenunterschiede handelt, so daß unerhebliche unberücksichtigt bleiben können. Ehe ich jedoch verschiedene Spezies miteinander vergleiche, möchte ich näher auf die Verschiedenheit der Kerngröße innerhalb ein und derselben Pflanzenart eingehen, vorher aber die benutzten Methoden beschreiben.

II. Methoden.

Der Durchmesser der Kerne wurde sowohl an frischem Gewebe als auch an fixiertem Material mit einem Mikrometerokular gemessen. Als Fixiermittel dienten 96 % Alkohol, Flemmingsches und Juëlsches Gemisch. Häufig angewandte Färbungen sind die Safranin-, Fuchsin-, Säurefuchsin-, Methylgrün- (Ehrlich-Biondi), Eisen-Haematoxylin-, Safranin-Gentiana-Orange-Methode. Oft wurde auch das lebende Material einfach nach Zusatz von Pikrinsäure-Nigrosin untersucht.

Um ein möglichst schnelles, gleichmäßiges Eindringen des Fixiermittels zu ermöglichen, wurden, wenn Handschnitte genügten, nicht ganze Objekte fixiert, sondern die lebenden Pflanzenorgane geschnitten und die Schnitte sofort in die Fixierflüssigkeit gebracht. Häufig wurde auch Mikrotomtechnik angewandt. Dann mußten natürlich ganze Objekte fixiert werden.

Bei der Bestimmung des Kerndurchmessers, beziehungsweise der Kernachsen, können nur zwei Fehlerquellen in Betracht kommen: 1) eine ungenaue Beobachtung, 2) eine Veränderung des Kernvolumens unter der Einwirkung der Fixiermittel. Die Beobachtungsfehler sind im Verhältnis zu den in Betracht kommenden Schwankungen der Kerne klein. Sie betragen bei der angewandten Vergrößerung (Ölimmersion $^1/_{12}$, Okular II, Zeiß) selten mehr als $^1/_4$ Teilstrich = 0,3 μ. Sie brauchen daher nicht berücksichtigt zu werden. Anders verhält es sich mit den Fehlern, die durch das Schrumpfen der Kerne unter der Einwirkung der Fixiermittel hervorgerufen werden. Diese sind immer recht beträchtlich. Eine besondere Schwierigkeit liegt darin, daß die Kerne verschiedener Pflanzen auf dasselbe Fixiermittel in verschiedener Weise reagieren. Ein Ausgleich des durch ungleiche Schrumpfung entstehenden Fehlers ist allein möglich durch beständiges Vergleichen des fixierten Materials mit dem lebenden.

Unter den von mir benutzten Fixiermitteln erwies sich die Pikrinsäure in vielen Fällen als besonders günstig, da sie häufig eine verhältnismäßig geringe Schrumpfung verursachte. Sehr empfiehlt es sich, Pikrinsäure-Nigrosin unter dem Deckglas zuzusetzen und den Kern in dem Augenblick zu messen, in dem er gerade beginnt sich zu färben, denn dann ist meist noch keinerlei Schrumpfung eingetreten. Alkohol, Flemmingsches und Juélsches Gemisch zeigten sich in ihrer Wirkung nicht sehr verschieden. Im Durchschnitt verkleinerten sich die Kerne in diesen Fixierflüssigkeiten um den 5. Teil des ursprünglichen Durchmessers. Daher wurde der Durchmesser der fixierten Kerne um $^1/_4$ erhöht, beziehungsweise der der lebenden um $^1/_5$ vermindert, wenn es sich darum handelte, die zum Vergleich brauchbaren Zahlen zu gewinnen.

Bei Untersuchung lebenden Materials mußte darauf geachtet werden, daß die Kerne nur in unverletzten Zellen beobachtet wurden, da in angeschnittenen in der Regel sofort eine Degeneration der Zellkerne eintritt, die häufig ein Zusammenziehen der Zellkerne zur Folge hat. Die Art dieses Degenerierens oder Absterbens unter Desorganisationserscheinungen war bei verschiedenen Pflanzen recht verschiedenartig. So waren beispielsweise die Kerne in den Rhizoiden von *Polygonatum multiflorum* im ersten Augenblick der Beobachtung, also gleich nach dem Schneiden, in Wasser betrachtet, regelmäßig und rund; eine tröpfchenförmige Struktur, sowie ein hell sich abhebender Nukleolus waren gut zu erkennen. Nach Verlauf von einer Minute etwa zeigten sich an den Kernen in angeschnittenen Zellen eine oder mehrere grubenförmige Vertiefungen unter der Kernmembran, so daß an diesen Stellen kleine

farblose Bläschen entstanden.[1] Die Einsenkungen vergrößerten sich nach einiger Zeit, die Kernmembran wurde scheinbar aufgelöst, und es traten kleine Bläschen aus dem Kern aus. Schließlich wurde der nun unregelmäßig gestaltete Kern farblos und glasig. Bei Färbungen ließ er keine Struktur mehr erkennen. Der geschilderte Vorgang scheint für die Existenz einer Kernmembran oder wenigstens einer dichteren Hautschicht zu sprechen.

III. Spezieller Teil.

A. Die Zellkerne innerhalb einer Pflanze.

1. Die Kerngröße in einem Gewebe in bestimmtem Entwicklungszustand.

a) Unter normalen Bedingungen.

Wie H. Sierp (1913) gezeigt hat, schwankt die mittlere Zellengröße eines Gewebes je nach dem morphologischen Ort. So ändert sich z. B. bei den meisten Geweben des Stengels die mittlere Zellgröße von Internodium zu Internodium. Es liegt die Vermutung nahe, daß auch die Kerngröße entsprechend der Zellgröße keinen konstanten Mittelwert an allen Stellen eines Gewebes besitzt. Um diese Vermutung zu prüfen, wurde die Blattepidermis von *Aspidistra elatior* und *Allium Cepa* untersucht.

Aspidistra elatior.

Es wurde ein völlig ausgewachsenes Blatt von 40 cm Länge und $11^1/_2$ cm größter Breite ausgewählt. Die Kerne und Zellen der abgezogenen Epidermis wurden auf der Blattoberseite und zwar in der Mitte des Blattes neben der Hauptrippe an verschiedenen Stellen gemessen. Von den fast stets kugeligen Kernen wurden die Durchmesser, von den Zellen Breite und Länge, also 2 Dimensionen bestimmt. Nach der Formel $d^2 \frac{\pi}{4}$ wurde aus dem Kerndurchmesser d der Kernquerschnitt K berechnet. Das Produkt lieferte den Zellquerschnitt Z. Um festzustellen, ob sich die Kerngröße im selben Verhältnis ändert wie die Zellgröße, wurden stets die Quotienten zwischen Kern- und Zellquerschnitt $\frac{K}{Z}$ bestimmt. In folgender Tabelle sind die Messungen zusammengestellt:

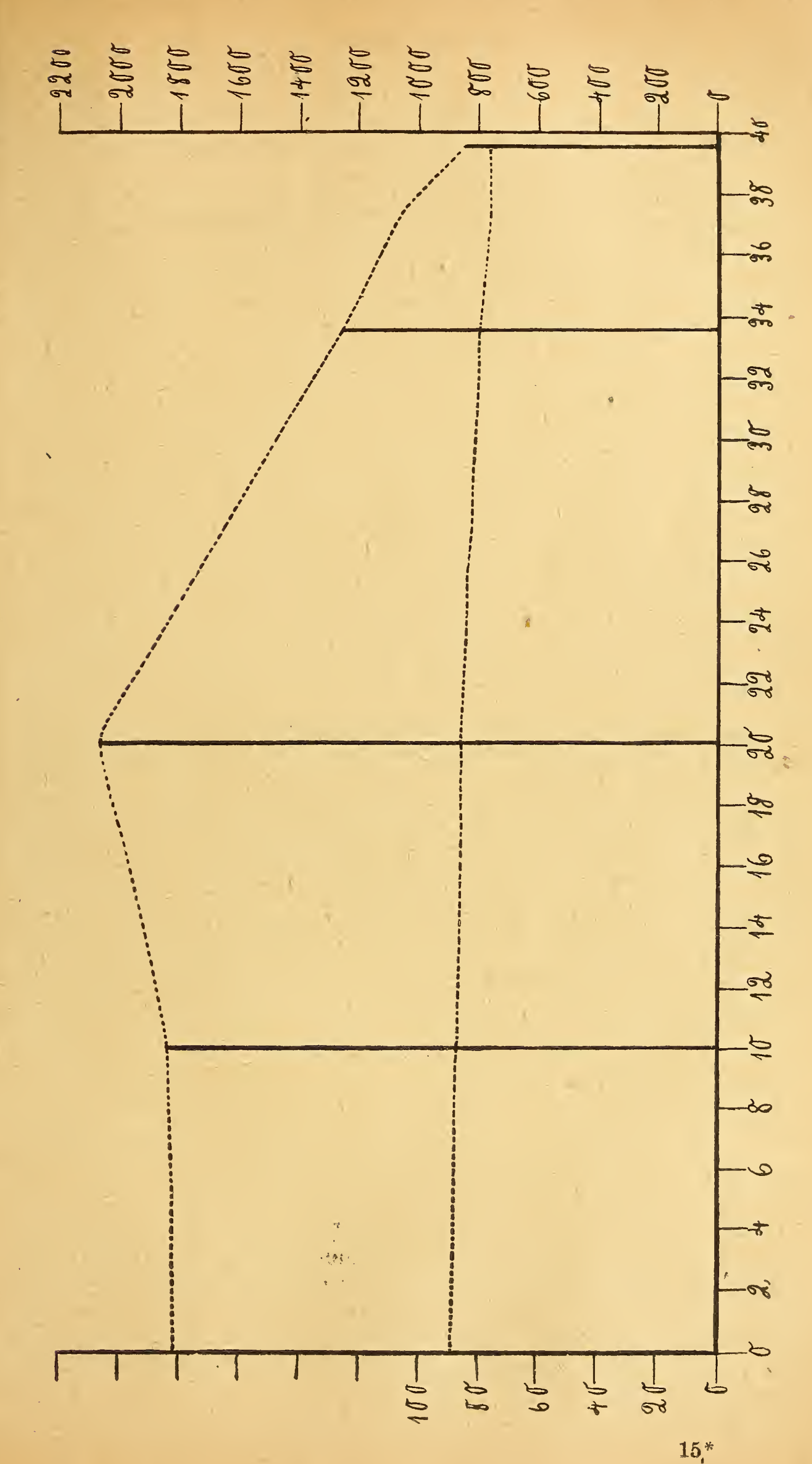
[1] Ein Auftreten von ähnlichen bläschenartigen Gebilden beschreibt Richard Groos (1916) an Zellkernen der Speicheldrüse von *Limnaea stagnalis*, die er außerhalb des Zellverbandes in Zellflüssigkeit oder Ringerschem Gemisch beobachtete.

Mittelwert von	d in μ	K in μ^2	Z in μ^2	K : Z	Zahl der Messungen	Stelle des Blattes
	10,67	89	1812,7	1 : 20	10	Blattbasis
	10,55	87	1837,6	1 : 21	10	10 cm vom Beginn der Blattbasis
	10,49	86	2060	1 : 23	10	Breiteste Stelle, 20 cm vom Beginn der Blattbasis
	10,06	79	1257,5	1 : 15,9	10	Breite 7 cm, 33 1/2 cm von der Blattbasis
	9,85	76	1065,16	1 : 14	12	Breite 2,4 cm von der Spitze
	9,87	76,3	846,2	1 : 11	10	Breite 0,7 cm, 1/2 cm von der Spitze

Es zeigt sich, daß die Zellgröße von der Blattbasis bis zur Blattmitte allmählich zunimmt, um dort ihr Maximum zu erreichen. Von der Blattmitte dagegen bis zur Blattspitze findet eine dauernde, im ganzen recht beträchtliche Größenabnahme der Zellen statt. Die Kerngröße hat von der Blattbasis bis zur Blattspitze dauernd eine abnehmende Tendenz, die sich allerdings in der unteren Blatthälfte von der Basis bis zur Mitte kaum bemerkbar macht. Das Ansteigen der Relation $\frac{K}{Z}$ in der unteren Blatthälfte ist ein Zeichen für die Größenzunahme der Zelle bei annähernd konstant bleibender Kerngröße; das Sinken der Relation $\frac{K}{Z}$ in der oberen Blatthälfte beweist, daß die Größenabnahme des Kernes bei weitem hinter der der Zelle zurückbleibt. Zur Veranschaulichung dieser Verhältnisse diene die nebenstehende graphische Darstellung.

Auf der Abszissenachse sind in Intervallen, die cm entsprechen, die Blattlängen abgetragen. Auf der Ordinatenachse sind links die Größen K, rechts die Größen Z abgetragen. Für die Größen K bedeutet ein Intervall der Ordinatenachse 10,- für die Größen Z 100 Einheiten. Die untere Kurve gibt für das Verhalten der Kerngröße, die obere für das der Zellgröße ein Bild.

Auffallend ist, daß die Zellgröße erst ansteigt, dann abnimmt, während die Kerngröße dauernd sinkt. Hauptergebnis erscheint mir das Folgende: Sowohl Kern wie Zelle haben an der Spitze des Blattes von *Aspidistra elatior* eine andere mittlere Größe, als


2200
2000
1800
1600
1400
1200
1000
800
600
400
200
0
40
38
36
34
32
30
28
26
24
22
20
18
16
14
12
10
8
6
4
2
0
100
80
60
40
20
0

in der Blattmitte und an der Blattbasis; aber die Schwankung der Kerngröße bleibt in der Blattepidermis beträchtlich hinter der Schwankung der Zellgröße zurück.

Allium Cepa.

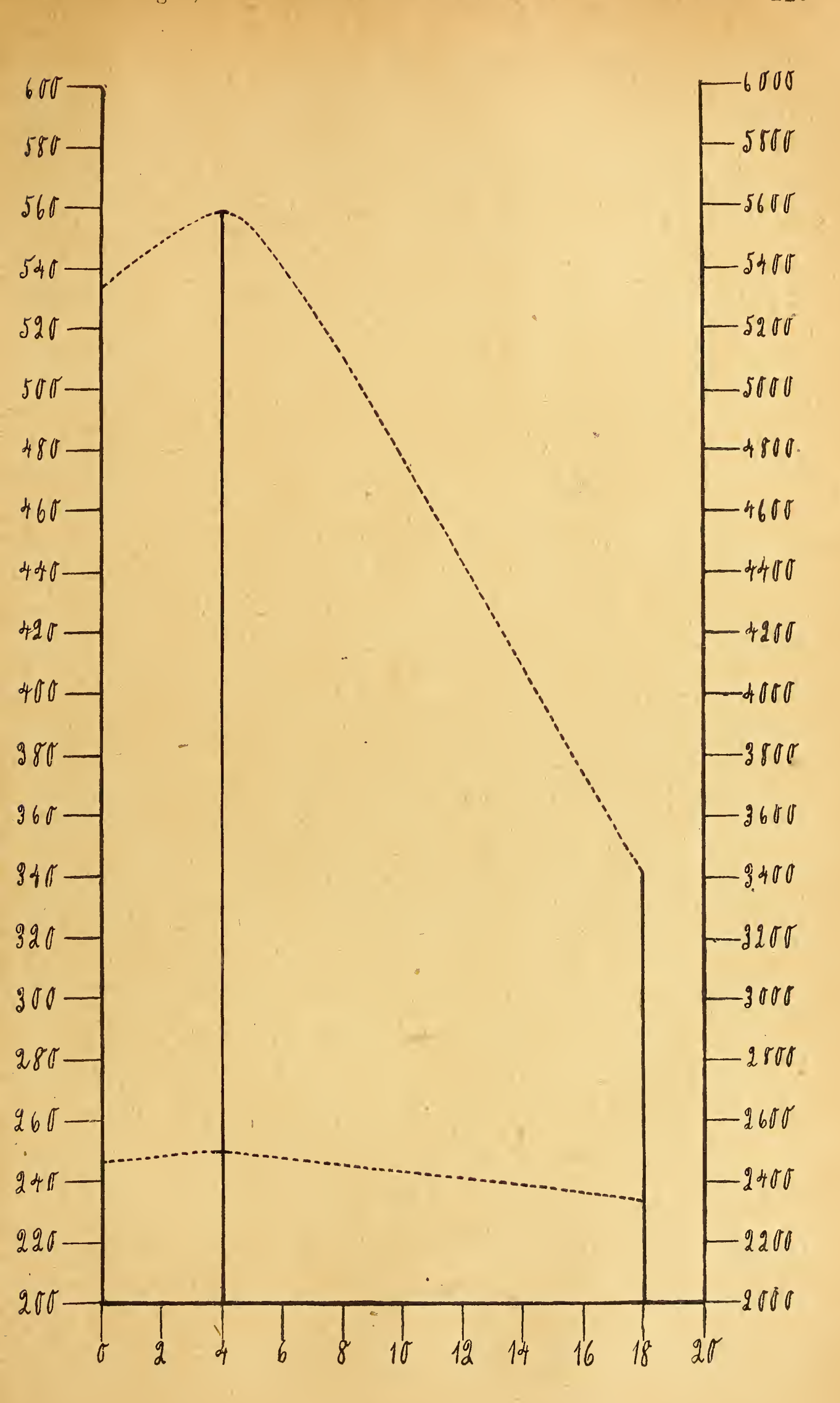
Es wurde die Epidermis der Unterseite eines ausgewachsenen Blattes von $19^1/_2$ cm Länge mit dem Rasiermesser abgezogen und in Wasser lebend untersucht. Ebenso, wie oben angegeben, wurden aus dem Kerndurchmesser d und zwei Zelldimensionen die Werte K, Z und $\frac{K}{Z}$ bestimmt. Folgende Tabelle ergab sich:

Mittelwerte von	d in μ	K in μ^2	Z in μ^2	K : Z	Zahl der Messungen	Stelle des Blattes
	17,72	246,5	5332,5	1 : 21,6	5	17 bis 18 cm von der Spitze
	17,84	250	5580	1 : 22,3	5	14 cm von der Spitze
	17,08	233	3389	1 : 14,5.	10	Blattspitze

Es scheint auch hier, von der Basis zur Spitze fortschreitend, zunächst ein Anwachsen der Zellen stattzufinden, auf welches dann eine beträchtliche Größenabnahme folgt. Die Kerngröße verhält sich bei *Allium Cepa* analog der Zellgröße. Sie nimmt zuerst, allerdings um einen minimalen Betrag zu, um an der Blattspitze ihren kleinsten Wert zu erreichen. Auch bei *Allium Cepa* ist die Kerngrößenschwankung im Verhältnis zu der der Zellgröße nur sehr gering. Nebenstehende graphische Darstellung, die nach derselben Methode wie oben erhalten wurde, diene der Veranschaulichung.

Bis zu gewissem Grade berechtigen diese Messungen an *Aspidistra elatior* und *Allium Cepa* zur Vermutung, daß innerhalb eines Gewebes stets die Kerngröße einen weitaus konstanteren Faktor als die Zellgröße darstellt. Wenn man von der Anschauung ausgeht, daß dem Kern eine größere aktive Bedeutung bei den Lebensvorgängen zukommt, als den übrigen Zellbestandteilen, so läßt sich die größere Konstanz der Kerngröße vielleicht auch als ein Streben des Organismus nach konstanten inneren Arbeitsbedingungen deuten.

Folgendes, was mit Wahrscheinlichkeit aus den Untersuchungen hervorgeht, ist hier für uns besonders wichtig. Wenn man beim Bestimmen des Mittelwertes der Kerngröße für ein Gewebe nur eine Stelle berücksichtigt, so begeht man einen nur sehr geringen Fehler, der bei den später folgenden Untersuchungen, die sich auf größere Unterschiede beziehen, nicht beachtet zu werden braucht.


600
580
560
540
520
500
480
460
440
420
400
380
360
340
320
300
280
260
240
220
200
6000
5800
5600
5400
5200
5000
4800
4600
4400
4200
4000
3800
3600
3400
3200
3000
2800
2600
2400
2200
2000
0
2
4
6
8
10
12
14
16
18
20

b. Unter abgeänderten Bedingungen.

Nach den bekannten Untersuchungen von R. Hertwig und anderen wirken bei einzelligen Organismen abgeänderte äußere Bedingungen verändernd auf die Kerngröße ein. Um festzustellen, ob auch bei höheren Pflanzen äußere Faktoren in analoger Weise die Kerngröße beeinflussen, wurden Versuche mit *Allium Cepa* angestellt.

Wirkung verschiedener Temperaturen.

Es wurde *Allium Cepa* bei Zimmertemperatur (13—15° C) und bei 25° C gezogen. Die Epidermis gleich großer und breiter Blätter wurde in verschiedenen, einander entsprechenden Abständen von der Spitze mikroskopisch untersucht und verglichen. Folgendes ergab sich:

	d in μ	2 Zelldimensionen in μ	Blattstelle	Zahl der Messungen
Kälteblatt	18,8	152 auf 25	Unterseite	10
Wärmeblatt	18,4	155 auf 25	Spitze	
Kälteblatt	19,2	285 auf 21	Unterseite, 14 cm	8
Wärmeblatt	19,2	335 auf 20	von der Spitze	

In der Tabelle sind die Mittelwerte der Kerndurchmesser d und zweier Zelldimensionen in μ angegeben.

Es konnte kein Unterschied in der Größe der Zellkerne bei den verschiedenen Temperaturen ermittelt werden. Allerdings war die gewählte Temperaturdifferenz nicht groß genug, um mit Sicherheit die Einwirkung verschiedener Temperaturen auf die Größe der Zellkerne in der Blattepidermis von *Allium Cepa* zu bestreiten. Aber es spricht meiner Meinung nach der Versuch dafür, daß diese Größendifferenzen nicht sehr erheblich sein dürften.

Einwirkung des Lichtes.

Allium Cepa wurde sowohl im Licht wie auch im Dunkeln gezogen. Die im Dunkeln gewachsenen Zwiebeln boten das typische Bild etiolierter monokotyler Pflanzen. Untersucht wurde wieder die Epidermis gleichwertiger Blätter an entsprechenden Stellen. In folgender Tabelle sind die Ergebnisse zusammengestellt:

	d in μ	2 Zelldimensionen in μ	Blattstelle	Zahl der Messungen
Im Hellen gezogenes Blatt	18,4	155 auf 25	Unterseite	10
Etioliertes Blatt	17,5	150 auf 25	Spitze	
Im Hellen gezogenes Blatt	19,2	335 auf 20	Unterseite, 14 cm	5
Etioliertes Blatt	19,5	310 auf 20	von der Spitze	

Die Messungen ergaben in der Zellgröße einen kleinen, in der Kerngröße keinen bemerkenswerten Unterschied zwischen den etiolierten und den im hellen gezogenen Pflanzen. Wenn auch dieses Ergebnis keinen Anspruch auf große Genauigkeit und noch viel weniger auf Verallgemeinerung erheben darf, so scheint dieser Versuch im Verein mit den vorigen darauf hinzuweisen, daß die äußeren Einflüsse keine sehr erheblichen Schwankungen der Kerngröße bei höheren Pflanzen bewirken.

2. Die Kerngröße während der Entwicklung der Gewebe.

Die verschiedenen Phasen des Zellenlebens tun sich uns in einer Volumenveränderung des Zellkernes kund; die jugendliche Zelle, die eben aus der Teilung hervorgegangen ist, macht bis zum Beginn der folgenden Teilung eine Wachstumsperiode durch. Die Vergrößerung der Zelle wird begleitet vom funktionellen Wachstum des Kernes.

Als Einleitung zu einer erneuten Teilung der Zelle folgt hierauf eine sehr intensive Volumenzunahme des Kernes, das „Teilungswachstum". Doch noch während des embryonalen teilungsfähigen Zustandes der Zellen beginnen unterhalb des Vegetationspunktes die Zellen sich zu differenzieren. Diese frühzeitige Differenzierung der noch embryonalen Zellen kommt zum Ausdruck in einer Größenveränderung der Zellkerne. In der Tabelle Nr. I findet sich eine Zusammenstellung der Größenverhältnisse der Zellkerne in den embryonalen Geweben der Wurzelspitzen. Es sind in der Tabelle der Kerndurchmesser d, beziehungsweise bei ellipsoidischen Kernen die 3 Achsen a, b, c in μ, sowie das Kernvolumen in μ^3 angegeben.

Aus der Tabelle ist zu ersehen, daß die Initialen der verschiedenen Gewebe annähernd in der Größe ihrer Kerne übereinstimmen. Dagegen zeigen sich häufig schon bald oberhalb und unterhalb des Scheitels Unterschiede in den Kerngrößen der embryonalen Gewebe, die in der Regel mit der Entfernung vom Scheitel zunehmen.

Wenn die Zelle ihre Teilungsfähigkeit verliert, so tritt sie in eine neue Phase der Entwicklung, die zur Ausbildung des definitiven Gewebes führt. Diese Phase des Zellenlebens ist meist von einer beträchtlichen Kernvergrößerung, mit der eine noch größere Zellvergrößerung Hand in Hand geht, begleitet. Manchmal aber tritt auch eine Kernverkleinerung ein. Für beides führt die Tabelle Nr. II Beispiele an.

Ein kleineres Kernvolumen als die embryonalen Zellen zeigen die ausgebildeten Raphidenzellen bei *Hyacinthus,* ferner die ausgebildeten Epidermiszellen von *Maranta, Aspidistra,* sowie der meisten Bromeliaceen.

Die Kernverkleinerung ist wohl stets ein Zeichen für eine Verminderung der Funktionsfähigkeit des Zellkerns. Für die ausgebildete Bromeliaceen-Epidermis trifft diese Behauptung mit Sicherheit zu. Denn die Ausbildung der Epidermis wird hier be-

gleitet von einer fortschreitenden sehr starken Membranverdickung, die bekanntlich in der Hauptsache die nach innen zu gelegenen Zellwände betrifft. Diese Wandverdickung macht die Epidermis einerseits zu einer ausgezeichneten Schutzvorrichtung gegen Verdunstung, setzt aber gewiß auf der anderen Seite die Intensität der Stoffwechselvorgänge stark herab. In der Ansicht, daß die ausgebildete Bromeliaceen-Epidermis von der in Entwicklung begriffenen sich durch herabgesetzte Lebenstätigkeit unterscheidet, bestärkt uns noch das Vorkommen von Kieselkörpern, die ich mit Regelmäßigkeit in den stark verdickten Epidermiszellen nachweisen konnte, und die bei anderen Pflanzen nur in abgestorbenen Zellen gefunden werden. Diese Kieselkörper sind als sehr kleine Körperchen schon in den ganz jungen, dünnwandigen Epidermiszellen in der Nähe des Kernes vorhanden. Sie nehmen während der Ausbildung der Epidermiszellen an Größe zu. Bei *Ananas sativus* werden sie so groß, daß sie häufig den Zellkern bei Seite schieben oder ihn sogar teilweise umfassen und einen großen Teil des Zellumens ausfüllen. Auch die geringe Färbbarkeit der Zellkerne in den Epidermiszellen der Bromeliaceen spricht für ihre verminderte Funktionsfähigkeit.

Die folgende Figur zeigt in einigen Epidermiszellen der Blattoberseite von *Billbergia nutans* die Kieselkörperchen in ihrer typischen Ausbildung.



Eine Verminderung des Stoffumsatzes in der Zelle findet in jedem alternden Gewebe statt. Bekanntlich ist hiermit eine Volumenabnahme der Kerne verknüpft. Diese kann man als ein Charakteristikum absterbender Gewebe bezeichnen. In der Tabelle Nr. III seien hierfür einige Beispiele angeführt.

3. Die Kerngröße in den verschiedenen Geweben einer Pflanze.

Wie wir sahen, darf man bei jedem Gewebe einer Pflanze von einem bestimmten Mittelwert der Kerngröße reden. Dieser Mittelwert muß, da er für das Gewebe charakteristisch ist, durch dessen spezifische Eigenschaften bedingt sein. Eigenschaften eines Gewebes, die auf die Kerngröße einwirken können, sind Zellgröße und Funktion des Gewebes. Der Einfluß der Zellgröße auf die

Kerngröße ist eine bekannte Tatsache. Von dem Einfluß der Funktion auf die Größe der Zellkerne kann man versuchen, sich ein Bild zu machen, indem man für die verschiedenen Gewebe einer Pflanze ein Verhältnis zwischen Kernvolumen und Zellvolumen aufstellt und die so gewonnenen Kernzellrelationen miteinander vergleicht. In der Tabelle Nr. IV sind von einer Anzahl von Pflanzen die Kernzellrelationen K : Z verschiedener Gewebe zusammengestellt.

Wie aus der Tabelle Nr. IV zu ersehen ist, ergeben sich für die Kernzellrelationen eines Gewebes, z. B. der Epidermis, für verschiedene Pflanzen recht ungleiche Werte. Das war auch nicht anders zu erwarten, denn offenbar wirken bei verschiedenen Pflanzen, besonders wenn sie weit im System auseinander stehen, auch in demselben Gewebe verschiedene Verhältnisse chemischer und physikalischer Natur auf die Kernzellrelationen ein. Trotzdem aber zeigt sich, daß einzelne Gewebe sich stets durch große, andere durch kleine Kernzellrelationen vor andern auszeichnen. So besitzen die Schließzellen die größten Kernzellrelationen. Auch ihre Nebenzellen und die Kurzzellen der Gräser zeichnen sich durch große Kernzellrelationen aus. Ein, wenn man so sagen darf, mittlerer Wert der Kernzellrelationen kommt den gewöhnlichen Epidermiszellen der Blätter zu und zwar der Epidermis der Unterseite häufig ein höherer als der der Oberseite. Die Parenchyme der Blätter und des Stengels besitzen kleine Kernzellrelationen, sind aber doch untereinander in ihrem Verhalten verschieden. Die chlorophyllführenden Parenchyme haben hohe Kernzellrelationen im Vergleich zu den Schwammparenchymen der Blätter, dem Markgewebe des Stengels und den Rindenparenchymen der Wurzeln. Die niedrigsten Kernzellrelationen sind den Wassergeweben der Bromeliaceen eigen. Mit anderen Worten: in den Schließzellen und ihren Nebenzellen sowie in den Kurzzellen der Gräser ist der Kern relativ groß im Verhältnis zur Zelle. In der Epidermis der Blattunterseite, die in der Regel stärker verdickt ist als die der Oberseite, besitzt der Kern im Verhältnis zur Zelle ein größeres Volumen. Dagegen ist in den Parenchymgeweben und besonders in den Wassergeweben und den großzelligen Mark- und Rindengeweben der Kern im Verhältnis zur Zelle klein.

Wenn man nach J. Loeb den Kern als das Oxydationszentrum der Zelle betrachtet, so darf man sich vorstellen, daß in Schließzellen und ihren Nebenzellen besonders große Anforderungen an die Tätigkeit des Kernes gestellt werden, daß in der Epidermis die Tätigkeit des Zellkernes einen mittleren Grad erreicht, während in den Parenchymen die Ansprüche an seine Leistungsfähigkeit verhältnismäßig gering sind.

B. Die Zellkerne bei verschiedenen Pflanzen.

Wir haben im ersten Teil unserer Betrachtung gesehen, daß man jedem Organ einer Pflanze eine konstante mittlere Kerngröße zuschreiben kann. Ob die Kerngröße direkt genotypisch festgelegt ist oder, was wahrscheinlicher erscheint, ob sie bestimmt wird

durch konstante Chromosomenzahl und Größe, kommt hier nicht in Betracht. Wichtig ist für uns nur, daß jede Pflanze die Anlage zu einer spezifischen Kerngröße in ihren verschiedenen Organen besitzt. Da es sich nun möglicherweise bei der Kerngröße um eine Eigenschaft handelt, die wenig durch Anpassungen an besondere Lebensbedingungen beeinflußt wird, so könnte man sich wohl denken, daß sie bis zu gewissem Grade ähnlich wie anatomische Verhältnisse systematisch verwertbar ist.

Um der Lösung dieser Frage näher zu kommen, habe ich die meisten der von Warming in die Ordnungen der Scitamineen, Liliifloren und Glumifloren gestellten Familien in einer Anzahl von Spezies untersucht. Die Ergebnisse sollen an Hand der Tabelle Nr. VII behandelt werden.

Jedesmal werden zuerst die embryonalen Gewebe, dann einige ausgebildete Gewebe, in der Hauptsache Epidermis und Parenchym der Blätter, miteinander verglichen. Dieser Scheidung zwischen embryonalen und ausgebildeten Geweben liegt folgender Gedankengang zu Grunde: es sind drei verschiedene Faktoren, als deren Funktion die Kerngröße einer Gewebezelle betrachtet werden muß, nämlich: 1. Entwicklungszustand des Gewebes; 2. Funktion des Gewebes; 3. Größe der Zellen. Vergleichen wir daher Kerne verschiedener Pflanzen, so können wir ihre absolute Größe nur dann miteinander in Beziehung setzen, wenn sie von gleichen Bedingungen abhängt. Mit anderen Worten, es müßte gleicher Entwicklungszustand, gleiche Funktion der Zellen und gleiche relative Größe, d. h. gleiche Kernzellrelation vorausgesetzt werden können. Die Funktion und relative Zellgröße ist bei nahe verwandten Pflanzen, wie sich aus den früheren Tabellen ergibt, zwar meist nicht sehr wesentlich verschieden, und es geben daher schon die ausgebildeten Gewebe eine Handhabe zum Vergleich der Kerngrößen verschiedener Pflanzen. Viel besser aber müssen sich die Kerngrößen in den embryonalen Zellen und vor allem in den Initialen vergleichen lassen. Denn das Entwicklungsstadium ist das gleiche. Die Funktion muß mehr übereinstimmen, als bei den an spezifische Tätigkeit angepaßten Gewebezellen. Die Kernzellrelation endlich ist für die Zellen der Vegetationspunkte höherer Pflanzen annähernd übereinstimmend. Strasburger gibt in seiner Abhandlung: „Über die Wirkungssphäre der Kerne und die Zellgröße“ die mittleren Durchmesser der Zellen und Kerne aus den Vegetationspunkten einer Anzahl höherer Pflanzen an. Er fand, daß das Verhältnis der Kern- und Zelldurchmesser annähernd 2 : 3 beträgt.[1]) Dieses Ergebnis konnte ich in umfassender Weise bestätigen, wie aus der Tabelle Nr. V ersichtlich ist.

Nach dieser Tabelle schwankt das Verhältnis der Kern- und Zelldurchmesser nur zwischen 1 : 1,3 und 1 : 1,8, dasjenige der Kern- und Zellvolumina zwischen 1 : 4,3 und 1 : 11. Im Mittel verhalten sich die Kerndurchmesser zu den Zelldurchmessern wie

[1]) Ich möchte betonen, daß es sich in der Strasburgerschen Abhandlung um das Verhältnis der Durchmesser handelt, nicht, wie dies Ergebnis gewöhnlich zitiert wird, um ein Verhältnis zwischen Kern- und Zellgröße.

1 : 1,6, also fast wie 2 : 3, die Volumina verhalten sich im Durchschnitt wie 1 : 7,5.

Noch eine Voraussetzung muß erfüllt sein, wenn wir die embryonalen Gewebe zum Vergleich der Kerngrößen benutzen wollen. Es müssen nämlich die Kerne in den verschiedenen embryonalen Geweben derselben Pflanze gleich groß sein. Auch hierüber hat Strasburger Untersuchungen angestellt. Er konstatierte in den verschiedenen Vegetationspunkten derselben Pflanze Übereinstimmung in der Kern- und Zellgröße. In der Tabelle Nr. VI sind die Kerngrößen in verschiedenen embryonalen Geweben zusammengestellt.

Es zeigt sich, daß zwar Unterschiede im embryonalen Gewebe einer Pflanze vorkommen können, doch sind diese Unterschiede nie erheblich. Am größten war die Differenz bei *Allium Cepa,* dort betrug sie 2 μ. Im allgemeinen herrscht Übereinstimmung. So erscheint in der Tat gerade das embryonale Gewebe eine besonders sichere Grundlage zum Vergleich der Kerngrößen verschiedener Pflanzen darzustellen.

Auch die Struktur der Zellkerne ist wohl bis zu gewissem Grade eine typische Spezieseigenschaft. Gewiß ist sie auch abhängig von äußeren Faktoren. So ist sie auch verschieden nach dem Entwicklungszustand. Trotzdem aber darf wohl der Bau der Zellkerne als ein charakteristischer innerhalb einer Art angesehen werden. Aus diesem Grunde ist es hier versucht worden, auch über die systematische Bedeutung der Kernstruktur ein Urteil zu gewinnen. Allerdings weiß jeder, der es versucht hat, sich über Kernstrukturen klar zu werden, wie schwer es ist, das stets mehr oder weniger unbestimmte Bild zu deuten und in Worte zu fassen. Da es hier besonders darauf ankam, eine größere Anzahl von Gattungen zu untersuchen, konnte ich noch dazu mich nicht in dem Maße mit den Einzelheiten des Kernbaues bei jeder Pflanze befassen, wie es heute in der Cytologie gefordert werden muß und vor allem, wie ich es gewünscht hätte. Es dürfen deshalb die im folgenden gemachten Angaben über Kernstruktur und Kerngröße, die ja stets einen bestimmten meßbaren Wert darstellt, nicht in gleicher Weise eingeschätzt werden. Auf diesen Punkt soll auch in der Diskussion der Ergebnisse am Schluß nochmals zurückgekommen werden.

Was die Nomenklatur der Kernstrukturen anbetrifft, so habe ich mich im großen und ganzen an die von Lundegårdh eingeführten Bezeichnungen gehalten. Bekanntlich unterscheidet dieser Forscher bei den strukturierten Kernbestandteilen nur zwischen Nukleolen, Gerüst und Karyosomen. Als Karyosomen faßt Lundegårdh die oft unregelmäßig in der Kernsubstanz verteilten Karyotinbrocken oder Klumpen auf. Im Leben kann man Nukleolen und Karyosomen häufig mit Deutlichkeit wahrnehmen. Das Gerüst dagegen bietet im lebenden Zustand ein anderes Bild dar als im fixierten. So erscheint es mir bei vielen der untersuchten Pflanzen, vor allem bei den großkernigen Liliaceen und Convallariaceen, im lebenden Kern aus lauter dicht nebeneinander gelager-

ten, sich berührenden Tröpfchen zu bestehen. Im fixierten Zustand scheinen dieselben Kerne aus einer großen Anzahl von Körnchen oder Tröpfchen zusammengesetzt zu sein, die nun nicht mehr dicht nebeneinander gelagert sind, sondern in einem netzförmigen Fadenwerk, von dem im Leben nichts zu bemerken ist, eingebettet liegen. Häufig macht es den Eindruck, als lagerten die Körnchen oder Tröpfchen in den Knotenpunkten des Netzes, das vielleicht im Leben die anastomosierenden Verbindungen der einzelnen Tröpfchen darstellt. Es sind demnach im Gerüst zweierlei strukturierte Elemente, nämlich ein Faden- oder Maschenwerk, sowie Körnchen oder Tröpfchen zu unterscheiden.

Es folgen nun zusammenfassende Angaben über die Kerngröße und Struktur bei den untersuchten Scitamineen, Liliifloren und Glumifloren. Hierzu sind jedesmal die entsprechenden Tabellen Nr. VII α, β, γ zu vergleichen.

Scitamineae.

1. *Musaceae.*

Im embryonalen Gewebe beträgt bei *Musa* der Kerndurchmesser etwa 5 μ. In den übrigen angeführten Geweben schwankt der Kerndurchmesser der untersuchten Musaceen zwischen 3 und 6 μ.

Übereinstimmend ist auch die Kernstruktur. Es wurde stets nur 1 Kernkörperchen sowohl im embryonalen wie im ausgewachsenen Gewebe beobachtet. Der Kern erscheint inhaltsarm und färbt sich mit Safranin-Fuchsin-Methylenblau und Safranin-Gentiana-Orange nur sehr schwach. Nach Behandlung mit Pikrinsäure-Nigrosin läßt sich neben dem hell hervortretenden Kernkörperchen ein grünlich sich färbendes, körniges Gerüst erkennen.

2. *Zingiberaceae.*

Der Kerndurchmesser variiert im embryonalen Gewebe der drei untersuchten Zingiberaceen zwischen 4 und 6,5 μ. In den ausgebildeten Geweben schwankt der Kerndurchmesser zwischen 4 und 7 bis 9 μ. In der ausgewachsenen Blattepidermis beträgt die Kerngröße bei *Amomum*, *Zingiber* und *Alpinia* nahezu übereinstimmend etwa 4,5 μ. Im großzelligen Parenchym des Blattstengels, des Rhizoms und der Wurzel erreichen die Kerne der drei genannten Pflanzen 6 bis 7, ja in der Wurzel von *Zingiber* bis 9 μ.

In den embryonalen und ausgewachsenen Geweben wurde in der Regel 1 Kernkörperchen beobachtet. Vereinzelt kommen in den langgestreckten Pleromkernen der Wurzelspitzen 2 und sogar 3 Kernkörperchen vor. Mit dem Flemmingschen Drei-Farbenverfahren, sowie mit Safranin allein färben sich die Kerne nur matt. Es ist ein feinmaschiges Gerüst und bei *Amomum* sind vielleicht feine Karyosomen zu erkennen. Die Eisen-Haematoxylinfärbung läßt wie stets die Kerne stärker hervortreten und neben dem Kernkörperchen noch eine Anzahl kleiner Karyotinklumpen,

Karyosomen, erkennen. Da diese Karyosomen, abgesehen von *Amomum*, nur bei der Eisen-Haematoxylin-Methode auftraten, sind sie vielleicht als Kunstprodukte zu deuten.

3. *Cannaceae.*

Bei *Canna indica* schwankt die Größe der Zellkerne zwischen rund 4 und 10 μ. Am kleinsten ist der Zellkern in der Epidermis der ausgewachsenen Blätter, wo sein Durchmesser etwa 4 μ beträgt. Den größten Wert von 10 μ Durchmesser erreichen die Zellkerne im Rindenparenchym der Wurzel.

In der Regel kommt in den Kernen von *Canna indica* nur 1 Kernkörperchen vor. In den ellipsoidischen Kernen des Dermatogens und Periblems der Wurzelspitze sind häufig auch 2 Kernkörperchen vorhanden. Die Safranin, Safranin-Gentiana-Orange, Fuchsin-Methylenblau-Färbung lassen neben dem Kernkörperchen ein schwach gefärbtes, feinmaschiges Gerüst und vielleicht sehr kleine Karyosomen erkennen. Bei der Haematoxylinfärbung traten stets Karyosomen auf. Die Pikrinsäure-Nigrosin-Behandlung läßt neben dem Kernkörperchen einen körnigen Inhalt hervortreten.

4. *Marantaceae.*

Maranta, Stromanthe, Calathea und *Phrynium* zeigen ein Variieren des Kerndurchmessers zwischen 2,5 und 9 μ. Die kleinsten Werte haben die Kerndurchmesser in den Epidermiszellen der Blätter, ganz besonders in den Schließzellen und deren Nebenzellen und dem chlorophyllführenden Parenchym der Blätter. Den größten Wert haben sie im farblosen Blattparenchym und Rindengewebe der Wurzeln.

Die Safraninfärbung, sowie das Flemmingsche Dreifarbenverfahren lassen deutlich ein mattes, feinmaschiges Gerüst erkennen. Es wurde in dem sonst inhaltsarmen Kern stets 1 Kernkörperchen beobachtet.

Wenn wir vergleichend die Kernverhältnisse bei den 4 behandelten Familien betrachten, so können wir zusammenfassend sagen: an den Vegetationspunkten haben die Kerne der Scitamineen einen Durchmesser, dessen Größe zwischen 4 und $5^3/_4$ μ schwankt. Von den ausgewachsenen vegetativen Organen haben die Epidermiszellen die kleinsten Kerne mit einem Durchmesser von 3 bis 5 μ. Die größten Kerne von 5 bis 10 μ Durchmesser kommen den Parenchymgeweben der Blätter des Stengels und der Wurzelrinde zu.

Der Bau des Kernes ist durch verschiedene Eigenschaften charakterisiert. Stets ist bis auf die langgestreckten Kerne in den Wurzelspitzen nur 1 Kernkörperchen vorhanden. Das feinmaschige Gerüst ist schwach tingierbar, so daß der Kern einen inhaltsarmen Eindruck macht.

Liliiflorae.

1. *Colchicaceae.*

Der mittlere Kerndurchmesser beträgt bei *Tricyrtis* am Vegetationspunkt 5 bis 6 μ, bei *Uvularia* 8 bis 9 μ. In der Blattepidermis hat der Kerndurchmesser bei *Tricyrtis* eine Größe von 10 μ, *Uvularia* scheint auch sonst in den ausgewachsenen Geweben durchweg einen etwas größeren Kerndurchmesser zu haben als *Tricyrtis.* Auffallend ist, daß bei den beiden Pflanzen im embryonalen Gewebe ein viel größerer Unterschied der Kerngröße vorhanden ist als im ausgewachsenen Gewebe.

Tricyrtis besitzt in der Blattepidermis sowie im Parenchym meist nur 1, manchmal auch 2 Kernkörperchen. In der Wurzelspitze kommen 1 bis 2, auch 3 Kernkörperchen vor. Bei *Uvularia* wurden 1 bis 3, in der Regel 2 Kernkörperchen beobachtet. Die Safranin-Gentiana-Orange-Färbung läßt bei *Uvularia* und *Tricyrtis* ein feinmaschiges Gerüst mit kleinen Körnchen in den Netzknoten und einigen Karyosomen, die bei *Uvularia* gröber erscheinen, deutlich erkennen. Im großen und ganzen stimmen *Uvularia* und *Tricyrtis* in der Kernstruktur überein. Vielleicht ist sie bei *Uvularia* etwas gröber als bei *Tricyrtis.*

Tricyrtis und *Uvularia* werden nach Engler in die erste Unterfamilie der Liliaceen, nämlich zu den *Melanthoideae* gestellt. Engler rechnet sie speziell zur Untergruppe der *Uvularieae.* Die enge systematische Zusammengehörigkeit der beiden Gattungen indet sich aber in den Kernverhältnissen nicht ausgesprochen.

2. *Liliaceae.*

Unter den Liliaceen stimmen die Gattungen *Tulipa, Lilium, Scilla, Veltheimia, Urginea* [1]), *Allium* und *Agapanthus* gut überein. Bei den genannten Pflanzen beträgt der Kerndurchmesser im embryonalen Gewebe 9 bis 12 μ. Auch in den ausgewachsenen Geweben herrscht gute Übereinstimmung. In den Epidermiszellen der Blätter hat der Kern einen Durchmesser von 11 bis 17 μ. In den Parenchymen werden Werte von 17 μ, bei *Urginea* bis 20 μ erreicht. *Agapanthus* zeichnet sich in der Blattepidermis durch etwas kleinere Kerne aus.

Die Gattungen *Anthericum, Chlorophytum, Aloë, Phormium, Hosta, Dasylirion* haben im embryonalen Gewebe einen Durchmesser von 5,2 bis 7,8 μ. Speziell schwankt der Kerndurchmesser bei *Anthericum, Chlorophytum, Hosta* und *Dasylirion* zwischen 5,2 und 6,5 μ, während er bei *Aloë* und *Phormium* nahezu 8 μ erreicht. Die Kerne sind hier im embryonalen Gewebe kleiner, als bei den oben auf-

---

[1]) Bei *Urginea maritima* wurden in den Kernen der Epidermis der Blätter und Zwiebeln ziemlich große, meist 1 bis mehrere stäbchenförmige Eiweißkristalloide beobachtet. In der jungen Epidermis traten sie mit Regelmäßigkeit in schöner Ausbildung in jedem Zellkern auf. In älteren Epidermiszellen dagegen waren sie klein oder fehlten ganz. Es dürften diese Eiweißkristalle daher wohl Reservestoffe darstellen, die bei der Entwicklung verbraucht werden.

gezählten Gattungen. In den ausgebildeten Geweben ist die Kerngröße wechselnd. Bei *Chlorophytum, Aloë* und *Hosta* sind hier die Kerne verhältnismäßig groß. In der Epidermis der Blätter erreichen sie Werte von 13 bis 15 μ, in den Parenchymen schwankt die Kerngröße zwischen 8 und 17 μ. Bei *Phormium, Dasylirion* und *Xanthorrhoea* sind in den ausgebildeten Geweben die Kerne kleiner. In der Epidermis der Blätter haben sie einen Durchmesser von 4 bis 5 μ, in den Parenchymen von 8 bis 10 μ. Die so besonders kleinen Kerne in der Blattepidermis der drei zuletzt genannten Pflanzen sind wohl als Folge des anatomischen Aufbaues der Blätter anzusehen. Es handelt sich hier nämlich um xerophile Pflanzen, die durch besonders dickwandige und kleine Epidermiszellen gegen zu starke Transpiration geschützt sind.

Ebenso wie man bei den Liliaceen nicht von einer übereinstimmenden Kerngröße reden kann, so gibt es auch keine für sie typische Kernstruktur. *Tulipa, Lilium, Scilla* und *Hyacinthus* besitzen 1 bis 3, auch 4 Kernkörperchen. Die Struktur ihrer Kerne besteht aus einem groben Maschenwerk mit eingelagerten feineren und gröberen Körnchen. Karyosomen sind stets vorhanden. Die Kerne färben sich mit den angewandten Farbstoffen intensiv. — *Veltheimia* und *Urginea* besitzen 1 bis 2, auch 3 Kernkörperchen. Ihr Gerüst ist feinmaschig. Mehrere Karyosomen sind vorhanden. Die Kerne färben sich intensiv. — Bei *Allium* und *Agapanthus* ist ebenfalls ein wohl ausgebildetes Maschenwerk mit feinen Körnchen zu beobachten. 1 bis 2 Kernkörperchen sind die Regel. Karyosomen konnten nicht beobachtet werden. Die Kerne färben sich gut. Bei *Anthericum* sind 1 bis 2 Kernkörperchen vorhanden. Im maschenförmigen Gerüst sind kleinere und größere Karyotinkörnchen, die wohl als Karyosomen angesprochen werden dürfen, zu bemerken. — Bei *Chlorophytum, Hosta, Dasylirion* und *Aloë* sind 1 bis 2, auch 3 Kernkörperchen vorhanden. Das Gerüst ist mäßig tingierbar und erscheint feinmaschig. Mit Sicherheit konnten nur bei *Dasylirion* Karyosomen beobachtet werden. Am abweichendsten sind die Phormiumkerne in ihrem Bau. Hier ist 1 Kernkörperchen die Regel. 2 Kernkörperchen kommen in den langgestreckten Pleromkernen der Wurzelspitzen vor. Die Kerne erscheinen hell und inhaltsarm, sie färben sich matt. In der Wurzelspitze ist nur in älteren Kernen, so in der Haube und im Streckungsgewebe, ein mattes Gerüst zu erkennen. — Es herrscht also sowohl in den Kerngrößen wie auch im Bau keine durchgehende Übereinstimmung bei den Liliaceen.

Wenn wir die untersuchten Liliaceengattungen nach der Größe und Beschaffenheit der Zellkerne einteilen wollen, so können wir die Gattungen *Tulipa, Lilium, Scilla, Hyacinthus, Veltheimia, Urginea, Allium* und *Agapanthus* von den übrigen untersuchten Liliaceen als besonders gut übereinstimmende Gruppe abtrennen. Charakteristisch für die genannten Gattungen sind verhältnismäßig große, gut tingierbare Kerne mit mehreren Kernkörperchen. Die noch übrigen Liliaceen darf man zwar nicht als einheitliche Gruppe bezeichnen; doch zeigen sie wenigstens bis

zu einem gewissen Grade übereinstimmendes Verhalten, da im embryonalen Gewebe die Größe ihrer Kerne nicht wesentlich verschieden ist und da es sich durchweg im Gegensatz zu der oben aufgestellten Gruppe um mäßig oder wenig tingierbare Kerne handelt.

Wie verhält sich nun diese Gruppierung zu den von den Systematikern angenommenen Unterfamilien? Es handelt sich bei unserer ersten Gruppe um die Englerschen Unterfamilien der *Allioideae* und *Lilioideae.* Erstere zerlegt Engler in *Agapantheae* und *Allieae,* letztere in *Tulipeae* und *Scilleae.* Im vegatativen Verhalten stimmen die Pflanzen unserer ersten Gruppe insofern überein, als es sich meistens um krautige Zwiebelgewächse mit weichen, saftigen Blättern handelt. In bezug auf die Kerngröße bilden sie, wie wir gesehen haben, eine einheitliche Gruppe. In der Kernstruktur dagegen unterscheiden sich *Allium* und *Agapanthus* durch kleinere Anzahl von Kernkörperchen, Fehlen von Karyosomen und etwas feinere Struktur von den *Lilioideae.* Während wir also in der Kerngröße einheitliches Verhalten feststellen konnten, berechtigen die Strukturverhältnisse zu einer Gegenüberstellung von *Allioideae* und *Lilioideae.* Es muß hier noch bemerkt werden, daß die systematisch eng zusammengehörigen Gattungen *Scilla, Hyacinthus, Veltheimia, Urginea,* die von Engler zu den *Scilleae* gestellt werden, keine ganz einheitlichen Strukturverhältnisse in ihren Kernen aufweisen. Es zeichnen sich nämlich *Scilla* und *Hyacinthus* durch ein gröber gebautes Gerüst von *Urginea* und *Veltheimia* aus.

Unsere zweite Liliaceengruppe, die nur bis zu gewissem Grade einheitliches Verhalten der Zellkerne aufweist, rechnet Engler mit Ausnahme von *Dasylirion* zu der Unterfamilie der *Asphodeloideae.* Speziell stellt er *Anthericum* und *Chlorophytum* zur Untergruppe der *Asphodeleae, Hosta, Phormium* und *Hemerocallis* zu den *Hemerocallideae, Aloë* zu den *Aloineae, Xanthorrhoea* zu den *Lomandreae. Dasylirion* rechnet Engler zu den *Dracaenoideae* im Gegensatz zu Warming, der diese Gattung zu den *Aloineae* stellt. In den Kernverhältnissen stimmt *Dasylirion* ebenso gut mit den *Dracaenoideae* wie mit den *Aloineae* überein. Die *Asphodeleae,* zu denen nach Engler die Gattungen unserer zweiten Liliaceengruppe zu rechnen sind, stellen eine in ihrem vegetativen Verhalten ganz verschiedenartige Pflanzengruppe dar. Zum Teil sind es krautige, weichblättrige Pflanzen, wie *Anthericum, Chlorophytum, Hosta, Hemerocallis,* zum Teil sind sie baumartig wie *Aloë* mit ihren dicken, fleischigen, harten, oft stacheligen Blättern. Auch die Kernverhältnisse gestatten es nicht, wie schon bemerkt, hier von einer einheitlichen Gruppe zu reden. Der Versuch, unsere Gruppe nach der Kernbeschaffenheit in Untergruppen zu zerlegen, um sie mit den oben angeführten Englerschen Untergruppen oder denjenigen anderer Systematiker zu vergleichen, scheitert an dem verschiedenen Verhalten von Kerngröße und Bau. Überblicken wir nochmals unsere letzten Betrachtungen, so können wir sagen: Es lassen sich bei den Liliaceen zwei Gruppen

unterscheiden, in denen ein gewisser Parallelismus zwischen vegetativem Aufbau und Kernbeschaffenheit hervortritt, denn die Pflanzen der ersten Gruppe mit übereinstimmendem vegetativen Verhalten weisen auch in ihrer Kernbeschaffenheit gute Übereinstimmung auf, die zweite Gruppe dagegen mit ihren weniger gut übereinstimmenden Zellkernen zeigt große Abweichungen im vegetativen Aufbau.

3. *Convallariaceae.*

Die Convallariaceen zerfallen bezüglich der Kernverhältnisse in zwei Gruppen. Die Gattungen *Convallaria, Polygonatum, Aspidistra* und *Reineckea* zeichnen sich durch verhältnismäßig große Kerne vor den anderen Convallariaceen aus. Die erstgenannten haben in den embryonalen Geweben einen Durchmesser von etwa 8 μ. In den ausgebildeten Geweben stimmen ihre Kerngrößen ebenfalls gut überein. Der Kerndurchmesser beträgt in der Epidermis der Blätter 9 bis 13 μ. In den Parenchymen wurde eine Kerngröße von etwa 11 μ beobachtet.

Kleinere Kerne haben *Asparagus, Ruscus, Yucca, Dracaena, Cordyline.* Am Vegetationspunkt besitzen die Kerne von *Asparagus, Yucca, Dracaena* und *Cordyline* einen Duchmesser von 4 bis 6 μ. Auch in den ausgebildeten Geweben werden die Kerne hier nicht so groß wie in der ersten Gruppe. In der Epidermis der Phyllocladien erreicht *Asparagus* Werte von 10 μ. Bei *Dracaena, Cordyline* und *Yucca* haben die Kerne der Blattepidermis einen Durchmesser von 4 bis 6 μ. In den Parenchymen betragen die Durchmesser 6 bis 7 μ, bei *Asparagus* z. T. sogar 10 μ. Auch die Struktur der Kerne gestattet es, ebenso wie die Größenverhältnisse, *Convallaria, Polygonatum, Aspidistra* und *Reineckea* von den übrigen Convallariaceen abzusondern. Diese 4 Gattungen besitzen in übereinstimmender Weise ein deutlich ausgebildetes Gerüst mit größeren und kleineren eingelagerten Tröpfchen. Bei *Polygonatum* und *Convallaria* erscheint dieses Gerüst grobmaschiger als bei *Aspidistra* und *Reineckea.* 1 bis 3, meist 2 Kernkörperchen kommen vor. Es kann nicht mit Bestimmtheit angegeben werden, ob Karyosomen vorhanden sind, es scheint aber das Aussehen der Kerne besonders bei der Färbung mit Ehrlich-Biondi dafür zu sprechen. Die Kerne der 4 genannten Pflanzen färben sich mit Ehrlich-Biondi, Safranin, Safranin-Gentiana-Orange und Säurefuchsin intensiv. Man kann bei *Convallaria, Polygonatum, Aspidistra* und *Reineckea* von einer typischen, für diese Pflanzen charakteristischen Kernstruktur reden.

Anders erscheinen die Kerne von *Asparagus, Ruscus, Yucca, Dracaena, Cordyline.* Die Asparaguskerne besitzen in der Regel 1, manchmal auch 2 Kernkörperchen, sie färben sich mit den angewandten Farbstoffen (mit Ausnahme von Haematoxylin, das ja bekanntlich stets eine intensive Färbung hervorruft,) nur schwach und erscheinen daher inhaltsarm. Ein Gerüst, das den Eindruck ineinander verschlungener Fäden erweckt, sowie manchmal kleine Karyosomen, sind zu beobachten.

Die Kerne von *Yucca* besitzen meist 1 Kernkörperchen, sie lassen ein feines, fädiges Gerüst mit kleinen Karyosomen erkennen.

Dracaena und *Cordyline* haben 1, selten 2 Kernkörperchen; abgesehen von diesen ist die Tingierbarkeit ihrer Kerne schwach. Sie besitzen ein oft kaum sichtbares, aus feinen Fäden bestehendes Gerüst.

Es gestatten demnach die Strukturverhältnisse ebenso wie die Kerngröße hier zwei Gruppen zu unterscheiden. In der einen haben wir verhältnismäßig große Kerne mit mehreren Kernkörperchen und einem stark färbbaren Gerüst mit kleinen und größeren Karyotinkörnchen oder Tröpfchen an den Knotenpunkten des Netzes. In der anderen Gruppe sind die Kerne kleiner, sie besitzen in der Regel 1 Kernkörperchen. Ihr Gerüst besteht aus feinen Fäden und ist schwach färbbar.

Inwieweit stimmt die systematische Anordnung der Convallariaceen mit unserer Einteilung überein? Zunächst muß bemerkt werden, daß die von Warming, an dessen Einteilung wir uns hier halten, als selbständige Familien der Convallariaceen zusammengefaßten Gattungen von Engler zu den Liliaceen gestellt werden. Die hier untersuchten Gattungen rechnet Engler zu den drei aufeinander folgenden Unterfamilien der *Dracaenoideae*, *Asparagoideae* und *Smilacoideae*. Es gehören nach den letzten Auflagen des Englerschen „Syllabus der Pflanzenfamilien" *Yucca*, *Dasylirion*, *Dracaena* und *Sanseviera* zu den *Dracaenoideae*.

In den früher erschienenen „Pflanzenfamilien" rechnet Engler *Sanseviera* zu den *Ophiopogonoideae* und gliedert letztere den *Asparagoideae* an.

Die *Asparagoideae* werden in drei Gruppen, nämlich die *Asparageae* mit *Asparagus* und *Ruscus*, die *Polygonatae* mit *Polygonatum* und die *Convallarieae* mit *Reineckea* und *Aspidistra* eingeteilt. Von den *Smilacoideae* interessiert uns hier nur die Gattung *Smilax*.

Warming weicht in der Einteilung der *Convallariaceae* von Engler ab. Er faßt die *Polygonatae* und *Convallarieae* als Convallariagruppe zusammen und stellt sie als selbständige Untergruppe neben die *Asparageae*, *Smilaceae* und *Dracaeneae*.

In den Zellkernverhältnissen stimmen die *Polygonatae* gut mit den *Convallarieae* überein, während die *Asparageae* mit ihren kleinen Kernen sich von diesen abweichend verhalten, dagegen den *Smilacoideae* näher stehen. Unter Berücksichtigung der Größe und Struktur der Zellkerne käme man demnach hier zu einer Einteilung, die der Warmingschen entspricht, aber von der Englerschen abweicht.

Was die *Dracaenoideae* betrifft, so stimmen *Yucca*, *Dasylirion*, *Dracaena* und *Sanseviera* annähernd im Verhalten der Zellkerne überein. *Dasylirion* stimmt freilich, wie wir früher sahen, auch mit den *Aloineae*, zu denen es Warming rechnet, überein, da überhaupt *Dracaeneae* und *Aloineae* keine wesentlichen Unterschiede, vor allem in der Größe ihrer Zellkerne, zeigen.

Sanseviera unterscheidet sich, wie sich später ergeben wird, in der Größe der Zellkerne von *Ophiopogon* beträchtlich, zeigt dagegen gleiches Verhalten wie die *Dracaenoideae*.

Unsere Einteilung nach den Zellkernen stimmt also hier mit der Anordnung, die Engler im Syllabus bevorzugt hat, überein,

4. *Pontederiaceae.*

Es wurde nur das embryonale Gewebe von *Eichhornia crassipes* untersucht. *Eichhornia* hat am Vegetationspunkt der Wurzel Kerne von 2,6 μ Durchmesser. 1 Kernkörperchen ist vorhanden.

5. *Amaryllidaceae.*

Auch hier können wir verschiedene Gruppen unterscheiden. *Crinum*, *Haemanthus, Clivia*, *Pancratium*, *Zephyranthes*, *Narcissus*. *Hippeastrum* zeigen gute Übereinstimmung. Das embryonale Gewebe wurde nur von *Pancratium, Zephyranthes* und *Narcissus* untersucht. Die Größe der Kerndurchmesser beträgt hier 8 bis 11 μ. Auch in den ausgewachsenen Geweben dieser Pflanzen stimmen die Kerngrößen gut überein. In der Epidermis der Blätter haben die Kerne einen Durchmesser von etwa 9 μ. Im Parenchym erreichen sie Werte von 15 bis 17 μ.

Viel kleinere Kerne haben *Hypoxis* und *Curculigo*. In der Epidermis beträgt hier der Kerndurchmesser 5 bis 7 μ. Im Parenchym haben die Kerne Durchmesser von 6 bis 9 μ. Die embryonalen Gewebe wurden hier nicht untersucht.

Agave und *Fourcroya* haben im embryonalen Gewebe Kerndurchmesser von 5 bis 6,5 μ. In der Epidermis der Blätter besitzen sie eine Größe von etwa 9 μ, im Parenchym von etwa 10 μ.

Die Struktur der Kerne besteht bei der ersten Gruppe aus einem verhältnismäßig grobmaschigen Gerüst. Oft scheint der Kerninhalt auch nur aus Tröpfchen oder Körnchen zusammengesetzt. 2 Kernkörperchen sind die Regel. Es ist fraglich, ob Karyosomen auftreten. Die Kerne sind leicht tingierbar.

Hypoxis und *Curculigo* besitzen 1 bis 4, meist 2 Kernkörperchen. Das feine Gerüst erscheint netzförmig. Die Färbbarkeit ist geringer als bei den Gattungen der ersten Gruppe.

Agave und *Fourcroya* besitzen ein deutlich netzförmiges Gerüst. Es sind meist 2, auch mehr Kernkörperchen vorhanden. Karyosomen konnten mit Sicherheit konstatiert werden. Die Färbbarkeit ist gut, wenn auch schwächer als bei den Gattungen der ersten Gruppe.

Größe und Struktur der Zellkerne lassen die untersuchten *Amaryllidaceae* in drei Gruppen zerfallen. Diese drei Gruppen entsprechen genau den Untergruppen, beziehungsweise den Unterfamilien, in welche vom systematischen Standpunkt aus die *Amaryllidaceae* eingeteilt werden. Engler unterscheidet die drei Unterfamilien der *Amaryllidoideae,* der *Agavoideae* und *Hypoxidoideae.* Zur ersten Unterfamilie rechnet er *Narcissus, Crinum, Haeman-*

thus, Clivia, Pancratium, Zephyranthes, Hippeastrum; zur zweiten *Agave* und *Fourcroya;* zur dritten *Hypoxis* und *Curculigo.*

7. *Bromeliaceae.*

Die Bromeliaceen zeigen, die Kernverhältnisse betreffend, ein außerordentlich einheitliches Verhalten. In den embryonalen Zellen haben die untersuchten Gattungen *Lamprococcus, Billbergia, Tillandsia* einen Kerndurchmesser von 3,5 bis 5 μ. In der jungen Epidermis beträgt die Kerngröße etwa 5 bis 7 μ. Die ausgebildeten Epidermiszellen weisen Werte von 2,5 bis höchstens 4,5 μ auf. In den Parenchymen sind 7 bis 8 μ Kerndurchmesser das Gewöhnliche. Doch können bis 11 μ Durchmesser in den Wassergeweben erreicht werden.

Ebenso einheitlich ist der Bau der Zellkerne bei den Bromeliaceen. In den Kernen der Epidermis ist regelmäßig 1 Kernkörperchen vorhanden. Auch sonst ist 1 Kernkörperchen das Gewöhnliche, nur in den langgestreckten Kernen des Pleroms der Wurzelspitzen und in den großkernigen Parenchymen kommen auch 2 Nukleolen vor. Es ist ein aus wenigen Maschen bestehendes feines Gerüst mit sehr kleinen Körnchen in den Knotenpunkten vorhanden. Karyosomen kommen nicht vor. Die Färbbarkeit ist eine sehr geringe. Präparate von Wurzelspitzen, die mit drei Farben gefärbt wurden, waren 48 Stunden in Safranin, dann wurden sie ganz kurz in Wasser und 50% Alkohol ausgewaschen. In Gentiana-Violett blieben sie ½ Stunde, 10 Minuten in Orange. Sie wurden so schnell als möglich entwässert. Trotzdem wurde, abgesehen von den dunkelrot gefärbten Kernkörperchen, nur eine matte Färbung der Kerne erzielt.

Die Übereinstimmung der Kerne in Größe und Struktur ist bei sämtlichen untersuchten Bromeliaceen eine auffällige. Es steht dies gewiß im Zusammenhang mit dem auch sonst so einheitlichen Verhalten dieser Familie. So zeigen die durchweg auf Amerika beschränkten Bromeliaceen zum großen Teil weitgehende Übereinstimmung im Habitus, in der Lebensweise und vor allem auch im anatomischen Bau. Es ist bemerkenswert, daß bei dieser „natürlichen Familie" das einheitliche Verhalten der Zellkerne mit einer auch in anderer Beziehung so großen Einheitlichkeit zusammentrifft.

8. *Haemodoraceae.*

Die beiden untersuchten Haemodoraceen scheinen sich in ihren Kerngrößen verschieden zu verhalten. Im embryonalen Gewebe ist der Kerndurchmesser von *Ophiopogon* mit 7,5 μ fast doppelt so groß wie der von *Sanseviera* mit 3,9 μ. In den Epidermiszellen des ausgewachsenen Blattes hat *Sanseviera* 6 bis 7 μ, *Ophiopogon* dagegen 14 bis 15 μ Kerndurchmesser. Im Blattparenchym beträgt die Kerngröße bei *Sanseviera* 10 bis 12 μ; 14 bis 15 μ bei *Ophiopogon.*

Neben 1 Kernkörperchen kommen bei *Sanseviera* einige Karyosomen vor. Das netzartige Gerüst färbt sich nur matt.

Wie schon bemerkt, stellt Engler in den „Pflanzenfamilien“ *Sanseviera* und *Ophiopogon* zur Familie der *Ophiopogonideae*. Später trennt er die beiden Gattungen. Im „Syllabus“ rechnet er *Sanseviera* zu den *Dracaenoideae, Ophiopogon* dagegen zu den *Parideae*. Die *Parideae* gehören zu den *Asparagoideae* und folgen auf die Untergruppe der *Convallarieae*. Das Verhalten der Zellkerne zeigt nun bei *Ophiopogon* interessanterweise einen Gegensatz zu *Sanseviera*, Übereinstimmung dagegen mit den *Convallarieae*. Auch hier muß wieder darauf hingewiesen werden, daß *Ophiopogon* einen ähnlichen vegetativen Aufbau, vor allem in bezug auf die Struktur der Blätter mit ihren großzelligen Geweben, wie die *Convallarieae* zeigt, während im vegetativen Verhalten *Sanseviera* mit ihren derben, harten Blättern nichts mit *Ophiopogon* gemein hat und jedenfalls hierin eher den *Dracaenoideae* ähnlich ist.

9. *Iridaceae.*

Die untersuchten Iridaceen zeigen Übereinstimmung im Verhalten der Zellkerne. Im embryonalen Gewebe haben die Kerne von *Iris* und *Crocus* eine Größe von 7,5 μ. In der Epidermis des Blattes beträgt der Kerndurchmesser etwa 12 μ, im Blattparenchym haben die Kerne dieselbe Größe.

Die Zahl der Kernkörperchen ist in der Regel 2 bis 3. Karyosomen kommen wohl nicht vor. Das Gerüst ist verhältnismäßig feinmaschig und gut tingierbar.

Die *Iridaceae*, die in der Größe und Struktur ihrer Kerne gute Übereinstimmung zeigen, stellen auch vom systematischen Standpunkt aus eine sehr einheitliche Familie dar. Engler stellt den *Crocoideae* die *Iridoideae* gegenüber. Warming unterscheidet keinerlei Unterfamilien. Zwischen *Iris* und *Crocus* konnte kein nennenswerter Unterschied in Kerngröße und Struktur konstatiert werden, so daß in bezug auf die Kerne die Iridaceen eine einheitliche Gruppe darstellen. Auch im vegetativen Verhalten herrscht bei den Iridaceen große Einheitlichkeit.

10. *Dioscoreaceae.*

Es wurde nur das embryonale Gewebe von *Dioscorea* untersucht. Der Kerndurchmesser hat dort eine Größe von 5 μ. Es ist durchweg nur 1 Kernkörperchen vorhanden.

Wenn wir nochmals einen kurzen Rückblick auf die Ordnung der Liliifloren in dem hier behandelten Umfang werfen, so können wir sagen, daß sich eine durchgehende Übereinstimmung in den Kernverhältnissen nicht konstatieren läßt. Kerngröße und Struktur verhalten sich wechselnd bei den verschiedenen Familien und Unterfamilien. Durch große, meist grob gebaute Kerne zeichnen sich aus: *Uvularia,* die *Tulipeae, Hyacintheae, Allieae, Convallarieae, Amarylleae, Iridaceae* (im Sinne Warmings). Kleinere Kerne mit einem meist feineren Bau besitzen: *Tricyrtis,* die *Anthericeae, Aloineae, Hemerocallideae, Asparageae, Smilaceae, Dracaeneae, Pontederiaceae, Hypoxideae, Agaveae, Bromeliaceae, Dioscoreaceae* und

Sanseviera. Es ist bezeichnend, daß gerade in der Ordnung der Liliifloren, die auch in anderer Beziehung wechselndes Verhalten zeigt, und die in keiner Weise eine derart einheitliche Ordnung wie z. B. die Scitamineen darstellt, auch die Zellkerne verschiedenes Verhalten aufweisen.

Glumiflorae.

1. *Juncaceae.*

Die Kerne von *Juncus* und *Luzula* haben im embryonalen Gewebe 2,6 bis 3,9 μ Durchmesser. In der ausgewachsenen Epidermis der Blätter sowie im Parenchym beträgt die Kerngröße 5 bis 6,5 μ.

Es ist bei *Juncus* und *Luzula* stets nur 1 Kernkörperchen vorhanden. Ein sehr feines, netzförmiges Gerüst erfüllt den Kern. In den Netzknoten des Gerüstes sind stets kleine Körnchen oder Tröpfchen zu bemerken. Das Farbspeicherungsvermögen der Kerne ist mittelmäßig. Die Kerne von *Juncus* und *Luzula* zeigen in Größe und Struktur genaue Übereinstimmung.

2. *Cyperaceae.*

Die Cyperaceen schließen sich in Größe und Bau der Kerne eng an die Juncaceen an. Im embryonalen Gewebe beträgt der Durchmesser ihrer Kerne 2,6 bis 3,9 μ. In den ausgebildeten Geweben stimmen die Kerngrößen nicht minder gut überein. Die Kerne erreichen in der Epidermis der Blätter Werte von 4 bis 6 μ.

Es ist stets nur 1 Kernkörperchen vorhanden. Ein feine-, mittelmäßig tingierbares Netz mit kleinen Tröpfchen an den Netzs knoten erfüllt das Kerninnere.

3. *Gramineae.*

Die Gramineen zeigen zwar im großen und ganzen übereinstimmende Kerngröße. Doch kommen unter ihnen auch sich etwas abweichend verhaltende Gattungen vor. Am niedrigsten ist die Kerngröße im embryonalen Gewebe von *Oryza.* Sie beträgt dort 2,9 μ. Bei *Andropogon, Bromus, Anthoxantum* ist der Kerndurchmesser am Vegetationspunkt 4 μ groß. Bei *Panicum* beträgt er 4,5 μ. Bei *Arundinaria, Avena sativa, Triticum, Secale, Hordeum* und *Elymus* ist ein Kerndurchmesser von 5 bis 7 μ im embryonalen Gewebe vorhanden. In der Blattepidermis beträgt die Kerngröße bei *Arundinaria, Zea, Triticum, Secale, Hordeum* und *Avena* 5 bis 9 μ. Im Parenchym werden bei *Arundinaria, Zea* und *Avena* Werte von 9 bis 12 μ erreicht.

Im allgemeinen schwankt also die Kerngröße bei den Gramineen im embryonalen Gewebe zwischen 3 und 7 μ. In den ausgewachsenen Geweben erreichen die größten Kerne Durchmesser von 9 bis 12 μ. Die Kerne der Gramineen sind zwar größer als die der Juncaceen und Cyperaceen; die Gräser haben aber doch

im Vergleich mit den großkernigen Liliaceen und Convallariaceen verhältnismäßig kleine Kerne.

Man kann bei den Gräsern nicht von einer für alle Gattungen übereinstimmenden typischen Struktur reden. Bei *Arundinaria, Oryza, Zea, Andropogon, Bromus, Anthoxantum, Panicum* ist 1 Kernkörperchen die Regel. In langgestreckten Kernen kommen auch 2 Kernkörperchen vor. Die Struktur ist hier feinmaschig. An den Netzknoten befinden sich kleine und größere Körnchen. Die Färbbarkeit des Gerüstes ist mittelmäßig. *Triticum, Secale, Hordeum, Elymus* und *Avena* haben 1 bis 4 Kernkörperchen. Das Gerüst ist weniger feinmaschig, die Färbbarkeit intensiver als bei den oben genannten Gräsern.

Lassen sich auch bei den Gräsern nach der Beschaffenheit der Kerne Gruppen aufstellen, die mit systematischen Gruppen übereinstimmen? Nach Engler und Warming vertreten die untersuchten Gattungen je eine Gramineen-Gruppe, die nach Auffassung der beiden Autoren dieselbe ist; nur über die Verwandtschaft dieser Gruppen gehen die Systeme auseinander. Die einzige Untergruppe, von der mehr als eine Gattung untersucht wurde, sind die *Hordeae.* Die 4 untersuchten Gattungen dieser Gruppe stimmen in der Kerngröße sowie im Bau gut überein. Die übrigen untersuchten Gattungen, die je einer Gruppe angehören, weisen untereinander in ihrer Kernbeschaffenheit nur geringe Unterschiede auf, aus denen sich indessen Anhaltspunkte zu einer Einteilung nicht ergeben.

Zusammenfassend läßt sich über die Ordnung der Glumifloren bemerken, daß die drei von Warming in diese Ordnung eingereihten Familien: Juncaceen, Cyperaceen und Gramineen durch eine verhältnismäßig geringe Größe ihrer Zellkerne ausgezeichnet sind. Besonders gute Übereinstimmung in der Größe und im Bau der Zellkerne zeigen die Juncaceen und Cyperaceen, die ja auch Warming zusammen mit den Gramineen in einer Ordnung vereinigt. Engler dagegen bestreitet die Zusammengehörigkeit der Juncaceen und Cyperaceen und stellt sie an den Anfang seiner Reihe der *Liliiflorae.* Nach seiner Meinung nehmen sie wegen der Beschaffenheit ihres stärkehaltigen Nährgewebes und wegen ihrer hochblattartigen Blütenhülle eine Mittelstellung zwischen den *Farinosae* und *Liliiflorae* ein. Wettstein weist zwar auf Beziehungen zwischen den Juncaceen und Cyperaceen hin, aber er reiht sie ebenfalls den Liliifloren ein. Im Gegensatz hierzu scheint das so übereinstimmende Verhalten der Zellkerne sehr für eine Zusammengehörigkeit der Juncaceen und Cyperaceen zu sprechen. Die einzige von den untersuchten Familien, die, abgesehen von den Cyperaceen, vom systematischen Standpunkt aus mit den Juncaceen in Beziehung gebracht werden könnte und die ebenfalls sehr kleine Zellkerne besitzt, sind die Bromeliaceen. Diese werden von Engler zu den *Farinosae* gestellt. Doch weisen die Bromeliaceen nur im embryonalen Gewebe dieselbe Kerngröße auf, wie die Juncaceen. In den meisten ausgebildeten Geweben, vor

allem in den Parenchymen, erreichen die Bromeliaceen-Kerne viel größere Werte. Auch ist der Kernbau bei beiden Familien nicht ganz übereinstimmend. Bei Juncaceen und Cyperaceen aber ist gerade die Ähnlichkeit sowohl in den Größenverhältnissen, wie auch im Bau eine besonders auffällige.

IV. Schlußbetrachtung.

Wir kommen zum Schluß auf die Frage zurück, ob ein Zusammenhang besteht zwischen der Beschaffenheit der Zellkerne und der systematischen Stellung einer Pflanzen-Spezies.

Betont muß zunächst werden, daß bekanntlich nah verwandte Pflanzen, Varietäten einer Spezies, sich in der Kerngröße voneinander unterscheiden können. Ich denke hier an die Untersuchungen von Farmer und Digby (1914), Gates (1915), Tischler (1910), H. Winkler (1916) u. a. Farmer und Digby zeigen, daß die Kernvolumina zweier Varietäten der *Primula kewensis*, deren eine doppelt so viele Chromosomen besitzt wie die andere, sich verhalten wie 5 zu 4. Tischler untersuchte drei Varietäten von *Musa sapientum* mit den Chromosomenzahlen 8, 16 und 24. Es sollen sich hier die Kerngrößen wie 1 : 2 : 3 verhalten. H. Winkler erzeugte experimentell Pflanzen mit tetraploiden Chromosomenzahlen. Auch er stellte fest, daß die tetraploiden Pflanzen größere Zellkerne besitzen als die diploiden. — Größenunterschiede wie die hier beschriebenen sind in meinen Untersuchungen nicht berücksichtigt. Als Grundlage des Vergleichs ist in der vorliegenden Arbeit nicht das Kernvolumen, sondern der Kerndurchmesser benutzt worden, da es hier nur auf annähernde Größenübereinstimmung der Kerne ankam. Durchmesser aber, die noch als annähernd übereinstimmend bezeichnet werden, ergeben Volumina, die um das Doppelte und mehr voneinander verschieden sein können. Als Beispiel diene Tabelle Nr. VII *β*. Es gehören hier zu den annähernd übereinstimmenden Durchmessern 3,9 und 5,2, die Volumina 31 und 73.

Wenn wir aber nur mit dem Begriff der annähernden Gleichheit operieren, so müssen wir auf Grund der angeführten Untersuchungen sagen, daß zweifellos nahe Verwandtschaft sich in gleicher oder ähnlicher Kerngröße ausspricht. Sämtliche Ergebnisse deuten in übereinstimmender Weise darauf hin. Ganz nah verwandte Pflanzen, die verschiedenen Spezies einer Gattung, stimmen wohl stets annähernd in der Kerngröße überein. Nicht ganz so nah verwandte, aber dennoch systematisch eng zusammengehörige Pflanzen, so die Gattungen einer Familie, können sich in der Kerngröße unterscheiden. Dies konnte bei einer Reihe von Familien konstatiert werden, die auch in anderer Beziehung, wie häufig im vegetativen Aufbau, durchaus wechselndes Verhalten zeigen. Als Beispiele seien nochmals angeführt die Liliaceen, Convallariaceen, Amaryllidaceen; doch auch hier zeigte sich meist Übereinstimmung

in einzelnen enger zusammengehörigen Gruppen von Unterfamilien. Diesen Familien können wir eine ganze Reihe anderer gegenüberstellen, die sich durch gleiche Größe ihrer Zellkerne in sämtlichen Gattungen auszeichnen. Es war dies stets der Fall bei auch sonst einheitliches Verhalten aufweisenden, sozusagen eine natürliche Einheit bildenden Familien, so bei den Bromeliaceen, den Iridaceen, den Juncaceen und den Cyperaceen. Noch größere Verwandtschaftskreise als Familien werden wohl nicht so häufig übereinstimmende Kerngröße aufweisen. Immerhin kommt auch hier eine weitgehende Übereinstimmung vor, wie es die Scitamineen und wahrscheinlich auch das ähnliche Verhalten bei Juncaceen und Cyperaceen zeigen. Auch hier handelt es sich wieder um besonders im vegetativen Verhalten übereinstimmende Formenkreise.

Nach allem sprechen sich in der Kerngröße verwandtschaftliche Beziehungen aus, aber es ist die Kerngröße kein Maß für den Grad der Verwandtschaft. Es können scheinbar andere Faktoren, so vielleicht durch vegetative Veränderungen hervorgerufene Bedingungen, die Kerngröße derart verändern, daß sie keine verwandtschaftlichen Beziehungen mehr anzeigt. Immerhin glaube ich, in der vorliegenden Arbeit gezeigt zu haben, daß die Kerngröße unter Umständen als systematisches Merkmal verwendbar sein wird.

Es muß hier bemerkt werden, daß es beim Überblicken der Kerngrößen in den verschiedenen untersuchten Familien auffällt, daß die häufig, besonders auch in Lehrbüchern, ausgesprochene Behauptung, daß die Monokotylen im allgemeinen große Kerne besäßen, nicht zutrifft. Denn wir fanden kleine Kerne, wie sie auch bei den Dikotylen, soviel ich gesehen habe, kaum kleiner vorkommen, bei der Mehrzahl der untersuchten Pflanzen, nämlich bei den Scitamineen, Juncaceen, Cyperaceen, Gramineen, Bromeliaceen, einem Teil der Liliaceen, der Convallariaceen und der Amaryllidaceen. Verhältnismäßig große Kerne konnten nur bei den Iridaceen sowie bei einem Teil der Liliaceen, der Convallariaceen und Amaryllidaceen konstatiert werden.

Ähnlich wie die Kerngröße scheint auch die Kernstruktur bei sehr nahe verwandten Pflanzen übereinzustimmen. Sogar in einzelnen Familien fanden wir typischen Bau der Zellkerne, so bei den Bromeliaceen, den Juncaceen, den Cyperaceen und vielleicht auch bei den Iridaceen. Auch die Ordnung der Scitamineen, sowie die Juncaceen und Cyperaceen untereinander zeigten charakteristische Kernstruktur. Doch traten verschiedentlich bei nahe stehenden Gattungen Unterschiede in der Struktur der Zellkerne auf. So zeigt also auch der Bau der Zellkerne verwandtschaftliche Beziehungen an, aber in geringerem Grade als die Kerngröße. Schon deshalb ist wohl die systematische Bedeutung der Kernstruktur weniger hoch zu veranschlagen als die der Kerngröße. Doch scheinen mir noch andere Gründe gegen eine hohe Einschätzung der Kernstruktur als systematisches Merkmal zu sprechen. Einmal

ist sie stets, wie ich schon erwähnt habe, schwierig zu deuten. Vor allem aber läßt sich garnicht angeben, was man als Charakteristikum einer Kernstruktur auffassen soll. Eine chemische Analysierung der Kernbestandteile ist heute noch nicht möglich, die morphologischen Unterschiede aber, die sich unseren Augen darbieten, sind nur gering. Die Zahl der Kernkörperchen scheint wohl kaum von besonderer Bedeutung für den Zellkern zu sein. Fast könnte man die Vorstellung gewinnen, als sei sie abhängig von der Größe, da ja die kleinen Kerne in der Regel nur 1 oder 2 Nukleolen aufweisen, die größeren dagegen meist mehrere besitzen. Auch ist ihre Zahl ja nicht konstant. Was das Kerngerüst anbetrifft, so scheint es bei höheren Pflanzen nach den Bildern im fixierten Zustand aus Fäden und Tröpfchen aufgebaut. Freilich erscheint es bald als weitmaschiges Netz, bald erscheint es dichter gebaut. Die Tröpfchen sind größer oder kleiner, sie können auch fehlen. Dies alles sind aber derart kleine Unterschiede, die noch dazu stets durch Fixierung und Färbung beeinflußt werden, daß sie oft nicht recht greifbar sind, und man nicht weiß, wie man ihnen beikommen soll. Ein weiteres Unterscheidungsmerkmal ist das Vorkommen von Karyosomen. Gerade hier hat sich aber gezeigt, daß von zwei nahe verwandten Arten die eine Karyosomen besitzen kann, während sie der anderen fehlen. So darf wohl die Bedeutung der Kernstrukturen für die Systematik nicht allzu hoch gewertet werden, wenn auch durch die Untersuchungen gezeigt worden ist, daß Verwandtschaft sich häufig in ähnlichem Kernbau ausspricht. [1])

Die Untersuchungen zur vorliegenden Arbeit wurden im botanischen Institut der Universität Frankfurt a. M. ausgeführt.

Es sei mir an dieser Stelle gestattet, meinem hochverehrten Lehrer, Herrn Geh. Regierungsrat Professor Dr. M. Möbius, der mir die Anregung zur vorliegenden Arbeit gab, die herzliche Dankbarkeit auszusprechen, die ich ihm für sein reges Interesse an meiner Arbeit sowie für seine stete Hilfsbereitschaft schulde, und die ich ihm allzeit bewahren werde.

[1]) Auch O. Liehr stellte in seinen mir erst nach Abschluß meiner Arbeit bekannt gewordenen Untersuchungen an einigen Gattungen der *Helobiae* und *Policarpicae* fest, daß zwar bei nahe verwandten Pflanzen Übereinstimmung in der Kernstruktur und in den Teilungsvorgängen besteht, doch glaubt er, daß verwandtschaftliche Beziehungen größerer Pflanzengruppen nicht auf Grund solcher Unterschiede aufgefunden werden können.

Abkürzungen.

a. = ausgewachsen.
Alk. = 96 proz. Alkohol.
ält. = älter.
Bl. = Blatt.
chlor.f. = chlorophyllführend.
E. B. H. = Ehrlich-Biondi-Heidenhainsches Gemisch.
Eisen-Haem. = Eisen-Haematoxylin.
Ep. = Epidermis.
erh. = erhöht um 1/4.
erniedr. = erniedrigt um 1/5.
f. = fixiert.
Fl. = Flemmingsches Gemisch.
Fr.kn. = Fruchtknoten.
g. = ganz.
Gew. = Gewebe.
Haem. D. = Delafieldsches Haematoxylin.
i. e. Entf. v. Sch. = in einiger Entfernung vom Scheitel.
j. = jung.
Ob. = Oberseite.
Par. = Parenchym.
Pikr.-Nigr. = Pikrinsäure-Nigrosin.
Sa.kn. = Samenknospe.
Safr. = Safranin.
Säuref.-Methylenbl. = Säurefuchsin-Methylenblau.
Säuref.-Methylgr. = Säurefuchsin-Methylgrün (Ehrlich-Biondi).
Sch. = Scheitel.
Schl.-z. = Schließzelle.
Sta. = Stamm.
Ste. = Stengel.
S. G. O. = Safranin-Gentiana-Orange.
u. = und.
Un. = Unterseite.
Veg.sch. = Vegetationsscheitel.
Wass.gew. = Wassergewebe.
Wu. = Wurzel.
Wu.sp. = Wurzelspitze.
Zus. = Zusatz.

No. I.

Art	Organ, Gewebe	Färbung und Fixierung	d in μ	Vol. in μ^3
Zingiber officinalis	Wu.sp. Sch.	Eisen-Haem. Juël f.	5,2	7,3
	j. Haube	„	6,5 bis 7,8	144 bis 248
	Periblem	„	bis 9,1	bis 394
Amomum Cardamomum	Wu.sp. Sch.	S. G. O. Juël f.	6,5	144
	j. Haube j. Plerom j. Periblem	„	6,5	144
	Haube, Plerom, Periblem i. e. Entf. v. Sch.	„	7,8	248
Uvularia grandiflora	Wu.sp. Sch.	S. G. O. Fl. f.	a = 7,8 b = 7,8 c = 10,4	330
	g. j. Plerom	S. G. O. Fl. f.	9,1 bis 10,7	394 bis 525
	j. Periblem	„	9,1 bis 10,4	394 bis 525
	j. Dermatogen	„	a = 9,1 b = 9,1 c = 12,3	533
	j. Haube	„	9,1 bis 11,7	394 bis 840

Art	Organ, Gewebe	Färbung und Fixierung	d in μ	Vol. in μ^3
Hyacinthus orientalis	Wu.sp. Pleromsch.	S. G. O. Fl. f.	8,5	320
	j. Plerom unter dem Sch.	„	8,5	320
	j. Plerom 130 μ vom Sch.	„	a = 7,2 b = 9,3 c = 9,3	320
	j. Plerom 260 μ vom Sch.	„	11,04	705
	j. Plerom noch weiter vom Sch.	„	13	1150
	Dermatogensch.	„	8,5	320
	j. Dermatogen unter dem Sch.	„	a = 7,8 b = 7,8 c = 15	475
	Dermatogen noch weiter vom Sch.	„	11,04	705
Allium Cepa	Wurzelsp. Sch.	„	11,3	758
	j. Plerom unter dem Sch.	„	11,7	840
	Plerom am Ende der Teilungszone	„	11,7	840
	j. Dermatogen unter d. Sch.	„	10,4	574
	10. Dermatogenzelle	„	13	1150
Aspidistra elatior	Wu.sp. Sch.	„	7,8 bis 9	248 bis 394
	j. Haube	„	10,4	525
	j. Plerom	„	10,4	525
	3. Dermatogenzelle vom Sch.	„	10,4	525
	5. Dermatogenzelle vom Sch.	„	12,3	950
Asparagus plumosus	Veg.sch. des Sta.	Haem. D Alk. f.	3,75 b. 4,37	27,7 b. 46,9
	i. e. Entf. vom Sch.	„	5	64,3
Asparagus Sprengeri	Wu.sp. Sch.	S. G. O. Juël f.	5,2 bis 5,8	73 bis 102
	j. Haube	„	5,8 bis 6,5	102 bis 144
	j. Plerom	„	6,5	144
	Plerom i. e. Entf. vom Sch.	„	6,5 bis 7,8	144 bis 248
	j. Gefäßanlagen	„	10,4	525
Dracaena indivisa	Wu.sp. Sch.	S. G. Fl. f.	5,2	73
	j. Plerom	„	5,2	73
	j. Plerom i. e. Entf. vom Sch.	„	6,5	73
	j. Plerom noch weiter vom Sch.	„	7,8	248
Cordyline ensifolia	Wu.sp. j. Plerom	„	5,2 bis 6,5	73 bis 248
	j. Periblem	„	6,5 bis 7,8	144 bis 248
	Dermatogen i. e. Entf. v. Sch.	„	9	394
Agave geminiflora	Wu.sp. Sch.	S. G. O. Fl. f.	a = 5,2 b = 5,2 c = 6,5	92
	j. Plerom j. Periblem	„	a = 5,2 b = 5,2 c = 6,5	92

Art	Organ, Gewebe	Färbung und Fixierung	d in μ	Vol. in μ^3
Agave geminiflora	j. Dermatogen	S. G. O. Fl. f.	a = 4,5 b = 4,5 c = 5,8	61
Scirpus silvaticus	Wu.sp. Sch.	S. G. Fl. f.	2,6	9
	j. Plerom j. Periblem	"	3,9	31
Zea Mays	Wu.sp. Sch.	"	5,2	73
	j. Plerom	"	5,2 bis 5,8	73 bis 102
	j. Periblem	"	5,8	102
	j. Dermatogen	"	4,5	47
	Plerom i. e. Entf. v. Sch.	S. G. O. Fl. f.	6,5	144
	Periblem i. e. Entf. v. Sch.	"	a = 6,5 b = 6,5 c = 7,8	172
	Dermatogen i. e. Entf. v. Sch.	"	a = 5,2 b = 5,2 c = 7,8	110
Bromus arvensis	Wu.sp. Sch.	S. G. Fl. f.	3,9	31
	j. Plerom	"	a = 3,9 b = 3,9 c = 6,5	73
	j. Periblem	"	5,2	73
	j. Dermatogen	"	a = 3,9 b = 3,9 c = 5,2	40
Avena sativa	Wu.sp. j. Plerom	"	a = 6,5 b = 6,5 c = 7,8	172
	j. Periblem	"	a = 6,5 b = 6,5 c = 7,8	172
Anthoxantum nigricans	Wu.sp. Sch.	S. G. O. Fl. f.	3,9	31
	j. Plerom	"	a = 3,9 b = 3,9 c = 5,2	40
Secale cereale	Wu.sp. j. Plerom	"	a = 6,5 b = 6,5 c = 9	200
	Plerom, Streckungszone	"	7,8	248

No. II.

Art	Organ, Gewebe	Färbung und Fixierung	d in μ	Vol. in μ^3
Maranta Kegeliana	j. Bl. Ep. Un.	Safr. Alk. f.	3,75	27,5
	ält. Bl. Ep. Un.	"	1,9 bis 2,5	3,6 bis 7,7
	j. Bl. Schl. z.	"	3,75	27,5
	ält. Bl. Schl. z.	"	1,9 bis 2,5	3,6 bis 7,7
	j. Bl. Nebenzellen d. Schl. z.	"	3,75	27,5
	ält. Bl. Nebenblätter der Schl. z.	"	3,75	27,5

Art	Organ, Gewebe	Färbung und Fixierung	d in μ	Vol. in μ^3
Hyacinthus orientalis	Wu.sp. Sch.	S. G. O. Fl. f.	8,5	320
	Wu.sp. Streckungsgew. Rinde	„	a = 7,8 b = 7,8 c = 13	414
	g. j. Raphidenzellen	„	a = 11,7 b = 11,7 c = 13	930
	Entwickelte Raphidenzellen	„	a = 15,6 b = 5,2 c = 5,2	220
Hosta remotiflora	Wu.sp. Sch.	„	6,5	144
	Plerom a.	„	a = 6,24 b = 6,24 c = 14,7	300
Dasylirion acrotrichum	Wu.sp. embryonales Gew.	„	6,5	144
	Wu.sp. Rinde a.	„	a = 6,5 b = 6,5 c = 7,8	172
Aspidistra elatior	j. Bl. Ep.	lebend	13	1150
	a. Bl. Ep.	„	9,1	394
	Wu.sp. Sch.	„	8,75 bis 10	350 bis 523
	Wu.sp. a. Rinde	„	11,25 bis 12,5	744 bis 1120
Asparagus plumosus	embryon. Phylloclad.	Haem.D.Alk.f.	5	65
	j. Phyllocladium. Ep.	„	a = 2,5 b = 2,8 c = 6,25	23
	j. Phyllocladium. Par.	„	5 bis 6,25	65 bis 127
Asparagus Sprengeri	Wu.sp. Sch.	S.G.O. Juël. f.	erh. 7	179
	a. Wu. Rinde	lebend	10	524
	Wu.knollen. Rinde	„	a = 10 b = 12,5 c = 16,2	143
Dracaena indivisa	Wu.sp. Sch.	S. G. Fl. f.	erh. 6,5	144
	a. Wu. Rinde	lebend	13	1150
Crinum Moori	j. Bl. Ep.	„	9,1	394
	a. Bl. Ep.	„	a = 12,5 b = 12,5 c = 17,5	1430
	j. Bl. Par.	„	9,1 bis 13	394 bis 1150
	a. Bl. Par.	„	a = 11,25 b = 17,5 c = 17,5	1800
Billbergia nutans	Sehr j. Bl. Ep. Ob.	„	5	73
	a. Bl. Ep. Ob.	„	2,6	9
Dyckia comosa	j. Bl. Ep. Ob. Bl.grund, Gew. farblos	„	6,5 bis 7,8	144 bis 248
	j. Bl. Ep. Ob. 1 cm von d. Ansatzstelle, blaßgrünes Gew.	„	5 bis 6,5	73 bis 144
	j. Bl. Ep. Ob. Blattmitte a. Gew.	„	4,5	47
	j. Bl. Ep. Un. Bl.-grund, Gew. farblos	„	6,4 bis 7,8	144 bis 248

Art	Organ, Gewebe	Färbung und Fixierung	d in μ	Vol. in μ^3
Dyckia comosa	j. Bl. Ep. Un. 1 cm von d. Ansatzstelle, blaßgrünes Gew.	lebend	5 bis 6,5	73 bis 144
	g. j. Bl. Par.	Zus. von Pikr.-Nigr.	6,5	144
	ält. Bl. 10 cm von d. Spitze, Par.	"	7,8	248
	ält. Bl. 9 cm von d. Spitze, Par.	"	7,8 bis 9,1	248 bis 394
	ält. Bl. 8 cm von d. Spitze, Par.	"	9 bis 10	381 bis 522
	ält. Bl. 5 cm von d. Spitze, Par.	"	a = 7,8 b = 10 c = 13	530
	ält. Bl. 2 cm von d. Spitze, Par.	"	a = 9 b = 10 c = 15,6	730
Tillandsia spec.	g. j. Bl. Ep. Ob.	lebend	5	65
	a. Bl. Ep. ob.	"	3,75	27,5
Sanseviera ceylanica	j. Bl. Par.	Fuchs.-Methylgr. Alk. f.	erh. 4,3	41,6
	fast a. Bl. Par.	"	erh. 8,6	331
	a. Bl. Par.	lebend	12,5	1054
Luzula albida	j. Bl. Ep., Gew. farblos	"	6,5	144
	a. Bl. Ep.	"	6,5	144
	j. Ste. Par.	Haem. D. Alk. f.	a = 3,9 b = 3,9 c = 6,5	49
	a. St. Par.	E. B. H. Alk. f.	6,5	144
Scirpus silvaticus	Wu.sp. Sch.	S. G. Fl. f.	2,6	9
	Streckungszone, Rinde	"	5,2	73
	Bl. knospe, embryonales Gew.	"	2,6	9
	Bl. knospe, etwas ält. Gew.	"	3 bis 3,9	14 bis 31
	Bl. knospe, noch ält. Gew.	"	5,2	73
Bromus arvensis	Wu.sp. Sch.	"	3,9	31
	Wu.sp. Ep. im Strekkungsgew.	"	a = 5,2 b = 5,2 c = 7,2	100
Avena sativa	Wu.sp. Sch.	"	6	113
	Wu.sp. Ep. im Strekkungsgew.	"	a = 6,5 b = 6,5 c = 10,4	230
Anthoxantum nigricans	Wu.sp. Sch.	S. G. O. Fl. f.	3,9	31
	Wu.sp. Ep. im Strekkungsgew.	"	6,5	144
Secale cereale	Wu.sp. j. Plerom	"	a = 6,5 b = 6,5 c = 9	198
	Plerom in der Strekkungszone	"	7,8	248

No. III.

Art	Organ, Gewebe	Färbung und Fixierung	d in μ	Vol. in μ^3
Amomum Cardamomum	Wu.sp. Sch.	Eisen-Haem. Juël f.	6,5	144
	a. Haubenteile	„	3 bis 3,9	14 bis 31
Aspidistra elatior	Wu.sp. j. Haube	S. G. O. Juël f.	10,4	525
	Wu.sp. ält. Haubenteile	„	6,5	144
Agave geminiflora	Wu.sp. Sch.	S. G. O. Fl. f.	5,2	73
	ält. Haubenteile	„	3,9	31

No. IV.

Art	Organ, Gewebe	Färbung und Fixierung	k : z
Strelitzia angusta	a. Bl. Ep. Ob.	Zus. von Pikr.-Nigr.	1 : 77
Alpinia calcarata	a. Bl. Ep. Un.	„	1 : 110
	Bl. Par. unter der Ep. der Ob.	„	1 : 103
	Bl.ste. Par.	„	1 : 3900
	a. Bl. Ep. Ob.	lebend	1 : 163
Zingiber officinalis	a. Bl. Ep. Un.	„	1 : 142
	a. Bl. Ep. Ob.	„	1 : 330
	a. Bl. Ep. Un.	„	1 : 110
	a. Bl. Schl.z.	„	1 : 14
	a. Bl. Nebenzell. d. Schl.z.	„	1 : 40
	a. Bl. Par.	Zus. von Pikr.-Nigr.	1 : 2420
Canna indica	j. Bl. Ep. Ob.	„	1 : 91
	a. Bl. Ep. Ob.	„	1 : 280
	a. Bl. Ep. Un.	„	1 : 194
	a. Bl. Zellschicht unter der Ob.	„	1 : 1430
	Bl.rippe. Par.	„	1 : 640
	Wu. Rinde	„	1 : 1190
Maranta Kegeliana	a. Bl. Ep. Ob.	„	1 : 162
	a. Bl. Ep. Un.	„	1 : 215
	a. Bl. Bl.rippe Par.	„	1 : 334
Tricyrtis hirta	a. Bl. Ep. Ob.	„	1 : 270
	a. Bl. Par.	„	1 : 1600
Lilium candidum	a. Bl. Ep. Ob.	„	1 : 221
	Bl.rippe Par.	„	1 : 535
	a. Bl. chlor.f. Par.	„	1 : 84
Aloë maculata	Bl. Wass.gew.	„	1 : 5180
Urginea maritima	a. Bl. Ep. Ob.	lebend	1 : 27
	a. Bl. Ep. Un.	„	1 : 27
	a. Bl. Par.	Zus. von Pikr.-Nigr.	1 : 232
Phormium tenax	a. Bl. Ep. Ob.	„	1 : 177
	a. Bl. Ep. Un.	„	1 : 65

Art	Organ, Gewebe	Färbung und Fixierung	k : z
Dasylirion acrotrichum	a. Bl. Ep. Un.	Zus. von Pikr.-Nigr.	1 : 500
Chlorophytum Sternbergianum	a. Bl. Ep. Ob.	„	1 : 466
Veltheimia glauca	a. Bl. Ep. Ob.	lebend	1 : 189
	a. Bl. Par.	Zus. von Pikr.-Nigr.	1 : 375
Agapanthus umbellatus	a. Bl. Ep. Ob.	lebend	1 : 35
	a. Bl. chlor. f. Par.	Zus. von Pikr.-Nigr.	1 : 275
Xanthorrhoea hastile	a. Bl. Ep. Ob.	„	1 : 81
	a. Bl. Par.	„	1 : 180
Aspidistra elatior	a. Bl. Ep. Ob.	„	1 : 40
	a. Bl. chlor. f. Par.	„	1 : 200
Reineckea carnea	j. Wu. Rinde	„	1 : 135
	Rhizom. Par.	„	1 : 167
	a. Bl. Ep. Ob. u. Un.	„	1 : 65
	a. Bl. chlor. f. Par.	„	1 : 184
Asparagus Sprengeri	a. Wu. Rinde	„	1 : 580
	Knollen der Wu.	„	1 : 1180
	Phyllocladium Ep. Ob.	„	1 : 670
	Phyllocladium Ep. Un.	„	1 : 295
Dracaena indivisa	a. Bl. Ep. Ob.	„	1 : 152
Zephyranthes Atamasco	a. Bl. Ep. Un.	lebend	1 : 104
	a. Bl. chlor. f. Par.	Zus. von Pikr.-Nigr.	1 : 60
Pancratium	a. Bl. Ep. Ob.	lebend	1 : 107
	a. Bl. chlor. f. Par.	Zus. von Pikr.-Nigr.	1 : 176
Agave americana	a. Bl. Ep. Ob.	lebend	1 : 36
	Bl.grund Par.	Zus. von Pikr.-Nigr.	1 : 1100
Crinum Moori	a. Bl. Ep. Ob.	lebend	1 : 57
	a. Bl. Ep. Un.	„	1 : 37
	Bl.rippe. Par.	Zus. von Pikr.-Nigr.	1 : 490
Haemanthus albiflos	a. Bl. Ep. Ob.	lebend	1 : 260
	a. Bl. Par.	Zus. von Pigr.-Nigr.	1 : 146
Hypoxis villosa	a. Bl. Ep. Ob.	lebend	1 : 570
	a. Bl. chlor. f. Par.	Zus. von Pigr.-Nigr.	1 : 287
Cucurligo capitulata	a. Bl. Ep. Ob.	lebend	1 : 49
Clivia nobilis	a. Bl. Ep. Ob.	Zus. von Pigr.-Nigr.	1 : 17
	a. Bl. Par.	„	1 : 160
Fourcroya Bedinghausii	a. Bl. Ep. Ob.	„	1 : 84
Cryptanthus zonatus	a. Bl. Par. farblos	„	1 : 1230
	a. Bl. Wass.gew.	„	1 : 2830
Nidularium Scherementieri	a. Bl. Ep.	„	1 : 160
Lamprococcus fulgens	a. Bl. Wass.gew.	„	1 : 9150
Hohenbergia stellata	j. Bl. Ep. Un.	„	1 : 131
Billbergia nutans	a. Bl. Ep. Ob.	„	1 : 83
Dyckia comosa	j. Bl. Ep. Ob.	„	1 : 20
	j. Bl. Ep. Un.	„	1 : 33
	g. j. Bl. Wass.gew.	„	1 : 342

Art	Organ, Gewebe	Färbung und Fixierung	k : z
Dyckia comosa	j. Bl. Wass.gew.	Zus. von Pikr.-Nigr.	1 : 805
	ält. Bl. Wass.gew.	"	1 : 1250
	a. Bl. Wass.gew.	"	1 : 2060
Dyckia remotiflora	j. Rhizom. Par.	"	1 : 800
Tillandsia spec.	a. Bl. Ep. Ob.	"	1 : 142
	a. Bl. Wass.gew.	"	1 : 2360
Billbergia nutans	a. Bl. Wass.gew.	"	1 : 3250
Vriesea psittacina	a. Bl. Ep. Ob.	"	1 : 212
Sanseviera ceylanica	a. Bl. Ep. Ob.	"	1 : 69
	a. Bl. Par.	"	1 : 324
Iris plicata	a. Bl. Ep. Ob.	lebend	1 : 266
	a. Bl. chlor. f. Par.	Zus. von Pikr.-Nigr.	1 : 92
Luzula albida	j. Bl. Ep.	"	1 : 148
	a. Bl. Ep. Ob.	Haem. D. Alk. f.	1 : 760
	a. Bl. Ep. Un.	E. B. H. Alk. f.	1 : 255
	j. Ste. Par.	Haem. D. Alk. f.	1 : 320
	a. Ste. Par.	E. B. H. Alk. f.	1 : 1300
Luzula multiflora	a. Bl. Ep. Un.	Haem. D. Alk. f.	1 : 123
Juncus Gerardii	j. Bl. Ep. Ob.	lebend	1 : 820
	a. Bl. Ep. Ob.	"	1 : 3300
	a. Bl. Ep. Un.	"	1 : 275
	a. Bl. chlor. f. Par.	Haem. D. Alk. f.	1 : 200
Scirpus silvaticus	a. Bl. Ep. Ob.	lebend	1 : 515
	a. Bl. Ep. Un.	"	1 : 103
	chlor. f. Par.	"	1 : 187
Cyperus papyrus	a. Bl. Ep. Ob.	"	1 : 2500
	a. Bl. Ep. Un.	"	1 : 1000
Carex leporina	a. Bl. Ep. Ob.	Haem. D. Alk. f.	1 : 785
	a. Bl. Ep. Un.	E. B. H. Alk. f.	1 : 170
Arundinaria japonica	a. Bl. Ep. Ob. I.	Haem. D. Alk. f.	1 : 200
	a. Bl. Ep. Ob. II.	"	1 : 100
	a. Bl. Ep. Kurzzellen	"	1 : 85
	a. Bl. Nebenz. d. Schl.z.	"	1 : 68
	a. Bl. chlor. f. Par.	E. B. H. Alk. f.	1 : 57
Zea Mays	a. Bl. Ep. Ob. I.	lebend	1 : 230
	a. Bl. Ep. Ob. II.	"	1 : 410
	a. Bl. Ep. Un.	"	1 : 195
	a. Bl. Ep. Kurzzellen	"	1 : 70
	a. Bl. chlor. f. Par.	"	1 : 170
	a. Bl. Ep. Nebenzellen der Schl.z.	"	1 : 82
	Halm. Par.	Zus. von Pikr.-Nigr.	1 : 910
Hordeum vulgare	Par. Halm über dem Knoten	"	1 : 125

No. V.

Art	Organ, Gewebe	Färbung und Fixierung	Kern-durchmess. : Zell-durchmess.	Kern-volumen : Zell-volumen
Musa Arnoldiana	Wu.sp. Sch.	S. G. Juël. f.	1:1,56	1:7,35
Zingiber officinale	"	Eis.-Haem. Juël.f.	1:1,5	1:6,45
Amomum Cardamomum	"	S. G. O. Juël. f.	1:1,71	1:9,6
Canna indica	"	E. B. H. Fl. f.	1:1,43	1:5,6
Phrynium setosum	"	S. G. O. Fl. f.	1:1,56	1:7,35
Alpinia calcarata	"	Eis.-Haem. Juël.f.	1:1,83	1:11,7
Tricyrtis hirta	"	S. G. O. Fl. f.	1:1,58	1:7,6
Uvularia grandiflora	"	"	1:1,39	1:5,1
Tulipa silvestris	j. Sa.kn.	"	1:1,56	1:8,1
Lilium candidum	Wu.sp. Sch.	"	1:1,62	1:9,2
Scilla sibirica	"	"	1:1,44	1:6,3
Urginea maritima	"	"	1:1,5	1:6,6
Hyacinthus orientalis	"	"	1:1,7	1:9,4
Allium Cepa	"	"	1:1,8	1:11,1
Phormium tenax	"	"	1:1,5	1:6,5
Dasylirion acrotrichum	"	"	1:1,56	1:7,35
Chlorophytum Sternbergianum	Sa.kn.	"	1:1,63	1:8,35
Hosta Sieboldiana	"	"	1:1,42	1:5,5
Hosta remotiflora	Wu.sp. Sch.	"	1:1,45	1:5,9
Anthericum ramosum	Blütenkn.	"	1:1,42	1:5,6
Aloë margaritifera	"	"	1:1,47	1:6,05
Aspidistra elatior	Wu.sp. Sch.	"	1:1,67	1:9,05
Convallaria majalis	"	"	1:1,54	1:6,5
Asparagus plumosus	Veg.sch. d. Sta.	S. G. Fl. f.	1:1,67	1:8,9
Dracaena indivisa	Wu.sp. Sch.	"	1:1,56	1:7,35
Cordyline ensifolia	"	"	1:1,74	1:10,1
Eichhornia crassipes	Anl. d. Seitenwu.	"	1:1,67	1:8,9
Agave geminiflora	Wu.sp. Sch.	"	1:1,6	1:7,8
Agave americana	"	"	1:1,58	1:7,6
Agave virginica	"	"	1:1,4	1:5,3
Zephyranthes Atamasco	"	"	1:1,43	1:5,6
Tillandsia spec.	Anl. d. Schüppch.	"	1:1,67	1:8,85
Lamprococcus fulgens	Wu.sp. Sch.	"	1:1,67	1:8,85
Billbergia nutans	"	"	1:1,76	1;10,4
Sanseviera ceylanica	"	"	1:1,54	1:7
Crocus caeruleus	"	Eis.-Haem. Juël.f.	1:1,48	1:6,2
Dioscorea japonica	"	S. G. O. Fl. f.	1:1,52	1:6,7
Juncus Gerardii	"	"	1:1,5	1:6,45
Luzula albida	"	"	1:1,6	1:7,85
Scirpus silvaticus	"	"	1:1,52	1:6,46
Cyperus papyrus	"	"	1:1,54	1:6,9
Carex leporina	"	"	1:1,87	1:10,6
Arundinaria japonica	"	"	1:1,63	1:8,2
Oryza sativa	"	"	1:1,69	1:9,3
Zea Mays	"	"	1:1,63	1:8,2
Andropogon Shorgum	"	"	1:1,31	1:4,3
Bromus arvensis	"	"	1:1,67	1:8,9
Avena sativa	"	"	1:1,49	1:6,4
Anthoxantum nigricans	"	"	1:1,46	1:5,95
Panicum miliaceum	"	"	1:1,76	1:10,5
Triticum vulgare	"	"	1:1,57	1:7,3
Hordeum vulgare	"	"	1:1,8	1:11,2
Secale cereale	"	"	1:1,46	1:6
Elymus arenarius	Nucellus	"	1:1,46	1:6

No. VI.

Art	Organ, Gewebe	Färbung und Fixierung	Kerndurchmesser d in μ
Scilla sibirica	Wu.sp. Sch.	S. G. O. Fl. f.	11 bis 13
	Sa.kn. 1. Integum.	„	11,7
Allium Cepa	Wu.sp. Sch.	„	11,3
	Anlage d. Sa.kn.	Safr. Fl. f.	9,1
Aspidistra elatior	Wu.sp. Sch.	S. G. O. Fl. f.	9
	Embryonale Bl.ep.	„	6,5 bis 9,1
Asparagus plumosus	Veg.sch. des Sta.	„	4
	Wu.sp. Sch.	„	4,28
Lamprococcus fulgens	Wu.sp. Sch.	„	3
	Sa.kn.	„	2,6 bis 3
Billbergia nutans	Wu.sp. Sch.	„	3,9
	Bl.kn. embryonale Ep.	„	3,9
Dioscorea japonica	Wu.sp. Sch.	„	4,7
	Veg.sch. des Sta.	„	5,2
Luzula albida	Anlage der Blüte	„	2,9
	Bl.kn. embryonale Ep.	„	3,6
	Wu.sp. Sch.	„	3,9
Scirpus silvaticus	Blütenanlage	„	2,6
	Wu.sp. Sch.	„	2,6
Carex leporina	Bl.kn.	Eisen-Haem. Fl. f.	2,6 bis 3,9
	Wu.sp. Sch.	S. G. O. Fl. f.	3,9
Arundinaria japonica	Wu.sp. Sch.	„	5 bis 7
	Halm embryonale Ep.	„	5,2
Zea Mays	Wu.sp. Sch.	„	5,2
	Anlage d. ♂ Blüte	„	5,2
Triticum vulgare	Wu.sp. Sch.	„	6,9
	Hypokotyl	„	7,2
	j. Sa.kn. Integument	„	7,2
Hordeum vulgare	Wu.sp. Sch.	„	6,5
	Sa.kn. Integument	„	5,2
Secale cereale	Wu.sp. Sch.	„	6,5
	Sa.kn. Nucellus	„	6,25
	Hypokotyl	„	6,5
Canna indica	Wu.sp. Sch.	E. B. H. Fl. f.	4,5 bis 5,2
	Sa.kn. Bildung d. 1. Integuments	Haem.	4 bis 5,2

No. VII.

a) **Scitamineae.**

1) *Musaceae.*

a) Embryonales Gewebe.

Art	Organ, Gewebe	Färbung u. Fixierung	d in μ	d erhöht	Vol. in μ^3 nicht erh.
Musa Arnoldiana	Wu.sp. Sch.	S. G. Juël.f.	5,85		102,5

b) Ausgebildetes Gewebe.

Art	Organ, Gewebe	Färbung u. Fixierung	d in μ	d erhöht	Vol. in μ^3 nicht erh.
Musa Arnoldiana	a. Bl. Ep. Ob.	Zus. von Pikr.-Nigr.	5,2		73
	a. Bl. Ep. Un.	„	3,9		31
Musa Basjoo	Infloreszenzachse j. Par.	S. G. O.	3,75 bis 5	4,5 bis 6,25	27 bis 65
Strelitzia angusta	a. Bl. Ep. Ob.	Zus. von Pikr.-Nigr.	2,6 bis 3,9		9 bis 31
	a. Bl. Ep. Un.	„	2,6 bis 3		9 bis 14
	Ste. Par.	Safr. Alk.f.	5	6,25	65
	Par. sternförmige Zellen	„	3,75	4,7	27

2) *Zingiberaceae.*

a) Embryonales Gewebe.

Art	Organ, Gewebe	Färbung u. Fixierung	d in μ	d erhöht	Vol. in μ^3 nicht erh.
Zingiber officinale	Wu.sp. Sch.	Eisen-Haem. Juël f.	5,2		73
Amomum Cardamomum		S. G. O. Juël. f.	6,5		143
Alpinia calcarata		Eisen-Haem. Juël f.	3,9		31

b) ausgebildetes Gewebe.

Art	Organ, Gewebe	Färbung u. Fixierung	d in μ	d erhöht	Vol. in μ^3 nicht erh.
Zingiber officinale	a. Bl. Ep. Ob.	lebend	3,9		31
	a. Bl. Ep. Un.	„	5,2		73
	a. Bl. Schl.z.	„	5,8		105
	a. Bl. Nebenzellen der Schl.z.	„	6,5		144
	a. Bl. Par.	„	6,5		144
	Blütenbl. Par.	S. G. O. Juël. f.	5	6,25	65
	Wu. Rinde	Eisen-Haem. Juël. f.	9,1	11,3	394
Amomum Cardamomum	a. Bl. Ep. Un.	lebend	3,9		31
	a. Bl. Ep. Ob.	„	3,9		31
	Rhizom Ep.	Safr. Alk. f.	5	6,25	65
	Rhizom Par.	„	5 bis 6,25	6,25 bis 7,8	65 bis 128
Alpinia calcarata	a. Bl. Ep. Ob.	lebend	3,9 bis 5,2		31 bis 73
	a. Bl. Ep. Un.	„	3,9 bis 5,2		31 bis 73
	Ste. Par.	„	6,5 bis 7,2		144 bis 194
	Par. unter der Ep. der Ob.	„	6,5		144

3) *Cannaceae.*

a) Embryonales Gewebe.

Art	Organ, Gewebe	Färbung u. Fixierung	d in μ	d erhöht	Vol. in μ^3 nicht erh.
Canna indica	Wu.sp. Sch.	E. B. H. Fl. f.	4,5 bis 5,2		47 bis 73

b) Ausgebildetes Gewebe.

Art	Organ, Gewebe	Färbung u. Fixierung	d in μ	d erhöht	Vol. in μ^3 nicht erh.
Canna indica	a. Bl. Ep. Ob.	lebend	3,9		31
	a. Bl. Ep. Un.	„	3,9		31
	Par. unter der Ep. der Ob.	„	5,2		73
	Par. d. Bl.rippe	„	7,8		248
	Wu. Rinde	Zus. von Pikr.-Nigr.	10,4		525
	Ste. Par.	Fuchs.-Meth.-bl. Alk. f.	5 bis 6,88	6,25 bis 8,6	65 bis 140
	Wand d. Fr.kn.	„	3,75 bis 5	4,7 bis 6,25	27 bis 65
	Niederbl. Par.	Safr. Alk. f.	5 bis 6,25	6,25 bis 7,8	65 bis 128
	Ste. j. Par.	„	5 bis 6,25	6,65 bis 7,8	65 bis 128

4) *Marantaceae.*

a) Embryonales Gewebe.

Art	Organ, Gewebe	Färbung u. Fixierung	d in μ	d erhöht	Vol. in μ^3 nicht erh.
Phrynium setosum	Wu.sp. Sch.	S. G. O. Juël. f.	4,4 bis 5	–	44 bis 65

b) Ausgebildetes Gewebe.

Art	Organ, Gewebe	Färbung u. Fixierung	d in μ	d erhöht	Vol. in μ^3 nicht erh.
Maranta Kegeliana	a. Bl. Ep. Ob.	Zus. von Pikr.-Nigr.	2,6		9
	a. Bl. Ep. Un.	„	2,6		9
	Bl.rippe Par.	„	4,8		57
	j. Niederbl. Par.	Safr. Alk. f.	7,5	9,4	221
	j. Bl. Par. farblos	„	5	6,25	65
	j. Bl. chlor. f. Par.	„	a = 2,5 b = 2,5 c = 3,75	3,1 3,1 4,7	17
	j. Wu. Rinde	„	6,25 bis 7,5	7,8 bis 9,4	128 bis 221
	a. Ste. Par.	„	5	6,25	65
	j. Bl. Schl.z.	„	3,75	4,7	27
	j. Bl. Nebenzellen d. Schl.z.	„	3,75	4,7	27
Phrynium setosum	j. Bl. Par.	lebend	5.6 bis 6,25		93 bis 127
Stromanthe	j. Bl. Ep.	Haem. D. Alk. f.	2,5 bis 3,13	3,1 bis 3,9	7,7 bis 15,9
	ält. Blütenbl. Par.	Safr. Alk. f.	3,13 bis 3,75	3,9 bis 4,7	15,9 bis 27
	Blütenbl. Ep.	„	2,5	3,1	7,7
Calathea flavescens	j. Ste. Par.	lebend	3,75 bis 5		27 bis 6 5

β) Liliiflorae.

1) *Colchicaceae.*

a) Embryonales Gewebe.

Art	Organ, Gewebe	Färbung u. Fixierung	d in μ	d erhöht	Vol. in μ^3 nicht erh.
Tricyrtis hirta	Wu.sp. Sch.	S. G. O. Fl. f.	5,2 bis 5,85		73 bis 102,5
	Sa.kn. j. Embryo	"	5,2 bis 6,5		73 bis 144
Uvularia grandiflora	Wu.sp. Sch.	"	a = 7,8 b = 7,8 c = 10,4		332
	Veg.sch. d. Sta.	"	9,1 bis 10,4		394 bis 525

b) Ausgebildetes Gewebe.

Art	Organ, Gewebe	Färbung u. Fixierung	d in μ	d erhöht	Vol. in μ^3 nicht erh.
Tricyrtus hirta	a. Bl. Ep. Ob.	lebend	10		524
	a. Bl. Par. der Bl.rippe	"	7,5		221
Uvularia grandiflora	a. Bl. Ep. Ob.	Zus. von Pikr.-Nigr.	10,4 bis 11,7		525 bis 840

2) *Liliaceae.*

a) Embryonales Gewebe.

Art	Organ, Gewebe	Färbung u. Fixierung	d in μ	d erhöht	Vol. in μ^3 nicht erh.
Tulipa Gesnereana	Sa.kn.	S. G. O. Fl. f.	9,1 bis 10,4		394 bis 525
Tulipa kult. Form	Sa.kn.	"	7,8 bis 13		248 b. 1150
	Embryosack	"	7,8 bis 11,7		248 bis 840
Lilium candidum	Fr.kn.	"	9,1 bis 10,4		394 bis 525
	Sa.kn.-Anlage	"	11,7 bis 13		840 b. 1150
	Wu.sp. Sch.	"	10,4 bis 13		525 b. 1150
Scilla sibirica	Sa.kn.	"	11,7		840
	Wu.sp. Sch.	"	a = 13 b = 13 c = 10,4		918
Hyacinthus orientalis	Wu.sp. Pl.sch.	"	8,45		315
Veltheimia viridiflora	Sa.kn.	lebend	erniedr. 9,2		406
Urginea maritima	Wu.sp. Sch.	S. G. O. Fl. f.	8,45		315
Allium Cepa	Wu.sp. Sch.	"	11,3		758
	Sa.kn.	"	9,1		394
Anthericum ramosum	Fr.kn. Integument	"	5,2		73
	Blütenkn.	"	5,2		73
Chlorophytum Sternbergianum	Fr.kn.	"	5,8		102
Aloë margaritifera	Sa.kn.	Safr. Fl. f.	7,8		248
Phormium tenax	Wu.sp. Sch.	S. G. O. Fl. f.	7,8		248
Hosta remotiflora	Wu.sp. Sch.	"	6,5		144

Art	Organ, Gewebe	Färbung u. Fixierung	d in μ	d erhöht	Vol. in μ^3 nicht erh.
Hosta Sieboldiana	(Fr.kn.) Sa.kn.	S. G. O. Fl. f.	6,5		144
Dasylirion acrotrichum	Wu.sp. Sch.	„	6,5		144

b) Ausgebildetes Gewebe.

Art	Organ, Gewebe	Färbung u. Fixierung	d in μ	d erhöht	Vol. in μ^3 nicht erh.
Tulipa silvestris	j. Bl.ep.	Safr. Alk. f.	10,4	13	525
	Schl.z.	„	a = 5,8 b = 5,8 c = 11,7	7,25 4,25 14,6	206
	j. Ste. Par.	Haem. D Alk. f.	14	17,5	1440
Lilium candidum	Bl.ep.	Safr. Alk. f.	9,1 bis 13	11,4 bis 16,2	394 bis 1150
	a. Bl. Ep. Ob.	lebend	15		1820
	j. Ste. Par.	Safr. Alk. f.	9,1 bis 11,7	11,4 bis 14,6	394 bis 840
	a. Bl. chlor. f. Par.	lebend	12,5		1054
	Bl.rippe. Par.	„	a = 15 b = 15 c = 18,7		2200
Scilla sibirica	Bl.ep.	Haem. D. Alk. f.	10,4 b. 14,3	13 bis 14,9	525 bis 1532
	Zwiebelbl. Ep.	lebend	10,4 bis 13		525 b. 1150
	j. Blütenste. Par.	„	11,7 bis 13		840 b. 1150
	j. Bl. Par.	Haem. D. Alk. f.	11,7 bis 13	14,6 bis 16,2	840 b. 1150
Hyacinthus orientalis	Bl. Ep.	lebend	13		1150
Veltheimia viridiflora	Bl. Ep.	„	a = 9,1 b. 17 b = 13 b. 18 c = 15,6 b 22		1210 bis 2580
	Schl.z.	Säuref. Methylgr. Alk. f.	7,8	9,75	248
	Bl. Par.	„	14,3	18	1532
Veltheimia glauca	Bl. Ep. Ob.	lebend	17,5		2890
	Bl. Par.	„	a = 12,5 b = 12,5 c = 17,5		1430
Urginea maritima	Bl. Ep. Ob.	„	a = 12,5 b = 12,5 c = 20		1630
	a. Bl. Ep. Un.	„	a = 15 b = 15 c = 20		2350
	a. Bl. Par.	„	20		4190
	Zwiebelbl. Ep.	Haem. D. Alk. f.	a = 17 b = 17 c = 20	21,2 21,2 25	3000
	Bl. Schl.z.	„	a = 4,5 b = 6,5 c = 7,8	5,6 8,1 9,7	129
Allium Cepa	a. Bl. Ep.	lebend	17		2560
Agapanthus africanus	Bl. Ep.	Haem. D. Alk. f.	11,7	14,6	840

Art	Organ, Gewebe	Färbung u. Fixierung	d in μ	d erhöht	Vol. in μ^3 nicht erh.
Agapanthus	j. Bl. Ep.	lebend	13		1150
africanus	Bl. Par.	Haem. D.	a = 5	6,2	403
		Alk. f.	b = 12,4	15,5	
			c = 12,4	15,5	
Agapanthus	Bl. Ep. Ob.	lebend	11,9		880
umbellatus	Bl. chlor.f. Par.	„	7,5		221
Chlorophytum	Bl. Ep. Ob.	„	15,6		1980
Sternbergianum	Bl. Par.	Säuref.	a = 5	6,2	170
		Methylgr.	b = 5	6,2	
		Alk. f.	c = 13	16,2	
	Schl.z.	„	9,1	11,4	394
Aloë maculata	a. Bl. Ep. Ob.	lebend	a = 8,8		60?
			b = 8,8		
			c = 15		
	Wass.gew.	„	5		65
Phormium	j. Wu. Rinde	„	9,1 bis 10,4		394 bis 525
tenax	a. Bl. Ep. Ob. u. Un.	„	5		65
Hosta ovata	j. Bl. Ep.	„	13 bis 14,3		1150 bis 1532
	Sta. Par.	S. G. O. Fl. f.	6,5 bis 7,8	8,1 bis 9,75	144 bis 248
Hemerocallis flava	Anthere	Haem. Eosin	10	12,5	524
Xanthorrhoea	a. Bl. Ep. Ob.	lebend	4,4		44
hastile	a. Bl. Par.	„	10		522
	j. Sta. Par.	„	7,5		222
	j. Sta. Par.	„	7,5		222
Dasylirion	a. Bl. Ep. Un.	„	3,75		27,5
acrotrichum	a. Wu. Ep.	„	13		1150
	Bl. Palisaden-par.	Zus. von Pikr.-Nigr.	7,8		248

3) *Convallariaceae.*

a) Embryonales Gewebe.

Art	Organ, Gewebe	Färbung u. Fixierung	d in μ	d erhöht	Vol. in μ^3 nicht erh.
Convallaria majalis	Wu.sp. Sch.	S.G.O. Fl. f.	8,5		320
Aspidistra elatior	Wu.sp. Sch.	S. G. O. Juël f.	7,8 bis 9		248 bis 394
	Bl.kn. embryonale Ep.	„	6,5 bis 7,8		143 bis 248
Asparagus plumosus	Veg.sch. d. Sta.	Haem. D. Alk. f.	3,75 bis 4,4		28 bis 44
Asparagus Sprengeri	Wu.sp. Sch.	S. G. O. Juël f.	5,2 bis 5,8		73 bis 102
Dracaena indivisa	Wu.sp. Sch.	S. G. Fl. f.	5,2		73
Cordyline ensifolia	Wu.sp. Sch.	„	5,2		73
Yucca	Fr.kn.	Eisen-Haem.	6,5		144
Yucca specialis	Sa.kn.	„	5 bis 6,25		65 bis 128
Yucca treculeana	Wu.sp. Sch.	S. G. O. Fl. f.	4,8		57

b) Ausgebildetes Gewebe.

Art	Organ, Gewebe	Färbung u. Fixierung	d in μ	d erhöht	Vol. in μ^3 nicht erh.
Polygonatum multiflorum	Knospenbl. Ep.	Haem. D. Alk. f.	9,1	11,4	394
	Rhizom Par.	„	10,4	13	525
Convallaria majalis	j. Bl. Ep.	Säuref.-Methylenbl. Alk. f.	9,1 bis 13	11,4 bis 16,25	394 bis 1150
	Schl.z.	„	9,1 bis 10,4	11,4 bis 13	394 bis 525
	Bl.kn. Par.	„	10,4	13	525
Reineckea carnea	a. Bl. Ep. Ob.	lebend	a = 8,8 b = 8,8 c = 17,5		710
	a. Bl. chlor.f. Par.	„	6,25		128
	Rhizom Par.	„	12,5		1054
	j. Wu. Rinde	„	a = 10 b = 10 c = 15		785
	Wu. Ep.	„	8,75		350
	a. Bl. Ep. Ob.	„	10,4		588
	a.Bl.chlor.f.Par.	„	8		267
Aspidistra elatior	j. Bl.kn. Par.	S. G. O. Juël f.	6,5 bis 9,1	7,8 bis 11,4	144 bis 394
	Narbe Par.	lebend	10 bis 12,5		522 b. 1120
	Blütenst. Par.	„	8,25 b. 12,5		350 b. 1120
Asparagus Sprengeri	Phyllocladium Ep. Ob.	„	10		524
	Phyllocl. Ep.Un.	„	7,5		221
	a. Wu. Rinde	„	10		524
	Knollen d. Wu. Rinde	„	a = 10 b = 12,5 c = 16,2		1060
Asparagus plumosus	j. Phyllocladium Ep.	Haem. D. Alk. f.	a = 2,5 b = 2,8 c = 6,25	3 3,5 7,8	92
	j. Phyllocladium Par.	„	5 bis 6,25	6,25 bis 7,8	64 bis 127
	j. Ste. Par.	„	a = 3,75 b = 7,5 c = 11,25	4,8 9,4 14	166
	Wu. alt, Rinde	„	a = 1,87 b = 5 c = 6,25	2,3 6,25 7,8	123
Ruscus hypoglossum	j. Sta. Par.	lebend	6,25 bis 10		127 bis 523
Smilax latifolia	Ste. Par.	Eisen-Haem.	3,75	4,7	27,5
Dracaena indivisa	a. Bl. Ep. Ob.	lebend	3,4		20
	Bl. Par.	Säuref. Methylgr. Alk. f.	5,2 bis 6,5	6,5 bis 7,8	73 bis 143
	a. Wu. Rinde	lebend	5,2		73
Cordyline ensifolia	Bl. Ep.	„	4 bis 5,2		31 bis 73
Yucca alvifolia	a. Bl. Ep. Ob.	„	7,8		248
	Zellschicht unt. der Ep.	„	7,8		248

Art	Organ, Gewebe	Färbung u. Fixierung	d in μ	d erhöht	Vol. in μ³ nicht erh.
Yucca angustifolia	j. Bl. Ep.	Haem. D Alk. f.	2,5	3	8,2
	j. Bl. Par.	„	4	5	33
	Wu. Rinde	„	a = 5,2 b = 5,2 c = 6,5	6,5 6,5 8	92
	Rhizom. Par.	„	5,2	6,5	73

4) *Pontederiaceae.*

Embryonales Gewebe.

Art	Organ, Gewebe	Färbung u. Fixierung	d in μ	d erhöht	Vol. in μ³ nicht erh.
Eichhornia crassipes	Wu.sp. Sch.	S. G. O. Fl. f.	2,6		9,2
	j. Gefäßzellen	„	2,5 bis 6,5		73 bis 144

5) *Amaryllidaceae.*

a) Embryonales Gewebe.

Art	Organ, Gewebe	Färbung u. Fixierung	d in μ	d erhöht	Vol. in μ³ nicht erh.
Narcissus prodicus	Sa.kn.	Haem. Eosin	7,5 bis 10		221 bis 524
Pancratium speciosum	Fr.kn. Integument	S. G. O. Fl. f.	7,8 b. 10,4		248 bis 525
Zephyranthes Atamasco	Sa.kn.	„	8,75 bis 11,25		350 bis 744
Agave geminiflora	Wu.sp. Sch.	„	5,2		73
Agave americana	Wu.sp. Sch.	„	6,5		144
Agave virginica	Wu.sp. Sch.	„	6,5		144

b) Ausgebildetes Gewebe.

Art	Organ, Gewebe	Färbung u. Fixierung	d in μ	d erhöht	Vol. in μ³ nicht erh.
Crinum Moori	a. Bl. Ep. Ob.	lebend	a = 12,5 b = 12,5 c = 17,5		1430
	a. Bl. Ep. Un.	„	12,5		1054
	Bl.rippe. Par.	„	a = 11,25 b = 17,5 c = 17,5		1800
Haemanthus albiflos	a. Bl. Ep. Ob.	„	12,5		1054
	a. Bl. Par.	„	17,5		2890
	j. Wu. Rinde	„	9,1 bis 11,7		394 bis 840
Haemanthus coccineus	ju. Wu. Rinde	„	10,4		525
Clivia nobilis	a. Bl. Ep. Ob.	„	13,6		1320
	a. Bl. Par.	„	15		1820
Pancratium specialis	a. Bl. Ep. Ob.	„	12,5		1054
	a. Bl. chlor.f. Par.	„	a = 10 b = 10 c = 12,5		653

Art	Organ, Gewebe	Färbung u. Fixierung	d in μ	d erhöht	Vol. in μ^3 nicht erh.
Zephyranthes Atamasco	a. Bl. Ep. Un.	lebend	10		524
	a. Bl. chlor.f. Par.	„	10		524
Hippeastrum aulicum	Bl. Ep.	„	13		1150
Hypoxis villosa	a. Bl. Ep. Ob.	„	7,5		221
	a. Bl. chlor.f. Par.	„	5		65
	Bl. Par.	Säuref.-Methylgr. Alk. f.	7,8	9,75	248
Curculigo capitulata	Bl. Ep.	Zus. von Pikr.-Nigr.	5,2 bis 6,5		73 bis 143
	j. Rhizom. Par.	„	5,2 bis 6,5		73 bis 143
Agave americana	a. Bl. Ep. Ob.	lebend	11		700
	Bl.grund. Par.	Zus. von Pikr.-Nigr.	11,6		820
Fourcroya Bedinghausii	a. Bl. Ep. Ob.	lebend	8		267
	Bl. Par.	Zus. von Pikr.-Nigr.	9,1 bis 10,4		394 bis 525

7) *Bromeliaceae.*

a) Embryonales Gewebe.

Art	Organ, Gewebe	Färbung u. Fixierung	d in μ	d erhöht	Vol. in μ^3 nicht erh.
Tillandsia spec.	j. Bl. Entwicklung d. Schüppchen	S. G. O. Fl. f.	3,9 bis 5,2		31 bis 73
Lamprococcus fulgens	Wu.sp. Sch.	„	3,9		31
	Sa.kn.	„	3,6		24
Billbergia nutans	Wu.sp. Sch.	„	3,9		31
	Bl. knsope. embryonale Ep.	„	3,9		31

b) Ausgebildetes Gewebe.

Art	Organ, Gewebe	Färbung u. Fixierung	d in μ	d erhöht	Vol. in μ^3 nicht erh.
Tillandsia spec.	a. Bl. Ep. Ob.	Zus. von Pikr.-Nigr.	3,75		27
	j. Bl. Ep.	„	5		65
	j. Schüppchen	„	6,7 bis 7,8		143 bis 248
	Bl. Wass.gew.	„	5 bis 7,8		65 bis 248
	j. chlor.f. Par.	S. G. O. Fl. f.	3,9	4,9	31
Lamprococcus fulgens	a. Bl. Ep. Un.	Zus. von Pikr.-Nigr.	4,5		49
	a. Bl. Wass.gew.	„	5		65
	a. Bl. 1. Zellsch. unter d. Ep.	Säuref.-Methylgr. Alk. f.	2,6	3,25	9
	a. Bl. 2. Zellsch. unter d. Ep.	„	3,9	4,9	31
	a. Bl. farbloses Par.	„	3,9 bis 5	4,9 bis 6,25	31 bis 73
	a. Bl. Wass.gew.	„	6,5	8	143
Nidularium Scherementieri	a. Bl. Ep.	Zus. von Pikr.-Nigr.	2,6		9
	a. Bl. Schl.z.	„	3,9 bis 4,5		31 bis 49

Art	Organ, Gewebe	Färbung u. Fixierung	d in μ	d erhöht	Vol. in μ^3 nicht erh.
Nidularium Scherementieri	a. Bl. 1. Zellsch. unter der Ep.	Zus. von Pikr.-Nigr.	2,9		16
	a. Bl. 2. Zellsch. unter der Ep.	„	3,9		31
	a. Bl. Par.	„	3,9		31
Cryptanthus zonatus	j. Niederbl. Ep.	„	6,5		143
	j. Hochbl. Ep.	„	5,2		73
	a. Bl. Wass.gew.	„	9,1 bis 10,4		394 bis 525
	a. Bl. farbloses Par.	„	a = 7,8 b = 7,8 c = 13		413
Vriesea psittacina	a. Bl. Ep. Ob.	„	2,5 bis 3,9		8 bis 31
	a. Bl. Schl.z.	„	5,2		73
Portea kermesina	a. Bl. Ep. Ob.	„	3,9		31
Pitcairnia xanthocalyx	a. Bl. Ep. Ob.	„	5,2		73
Hohenbergia stellata	j. Bl. Ep. Un.	„	6,5		143
Billbergia macrocalyx	j. Bl. Ep. Un.	„	3,9 bis 4,5		31 bis 49
	j. Bl. Ep. Ob.	„	5,2		73
	a. Bl. Ep. Ob.	„	2,6		9
	j. Bl. Par.	„	6,5 bis 7,8		143 bis 248
Billbergia Morelii	a. Bl. Ep. Un.	„	2,6 bis 3,9		9 bis 31
	a. Bl. Ep. Ob.	„	a = 2,9 b = 2,9 c = 6,5		28
Billbergia nutans	Ste. Par.	„	a = 6,5 b = 6,5 c = 7,8		172
	a. Bl. Ep. Ob.	„	2,5		8
Dyckia comosa	j. Bl. Ep. Ob.	„	6,5 bis 7,8		143 bis 248
	j. Bl. Ep. Un.	„	6,5 bis 7,8		143 bis 248
	a. Bl. Ep. Ob.	„	4,5		49
	j. Bl. Par.	„	6,5		143
	a. Bl. Par.	„	a = 9,5 b = 9,5 c = 15		710
Dyckia remotiflora	j. Niederbl. Ep.	„	7,8		248
	j. Rhizom. Par.	„	10 bis 13		525 b. 1150
Hechtia Ghiesbreghtii	a. Bl. Ep.	„	2,9 bis 3,9		12,7 bis 31
Caraguata Zahnii	a. Bl. Ep. Un.	„	3,9		31
Guzmannia tricolor	a. Bl. Ep. Un.	„	a = 1,9 b = 2,6 c = 2,6		6,7

8) *Haemodoraceae.*

a) Embryonales Gewebe.

Art	Organ, Gewebe	Färbung u. Fixierung	d in μ	d erhöht	Vol. in μ^3 nicht erh.
Sanseviera ceylanica	Wu.sp. Sch.	S. G. O. Fl. f.	3,9		31
Ophiopogon Jaburan	Wu.sp. j. Plerom	Zus. von Pikr.-Nigr.	7,5		222

b) Ausgebildetes Gewebe.

Art	Organ, Gewebe	Färbung u. Fixierung	d in μ	d erhöht	Vol. in μ^3 nicht erh.
Sanseviera ceylanica	a. Bl. Ep. Ob.	lebend	7,5		221
	a. Bl. Par.	Zus. von Pikr.-Nigr.	12,5		1054
	j. Sta. Par.	„	6,25		127
Ophiopogon Jaburan	a. Bl. Ep.	„	14,3 bis 15,6		1532 bis 2400
	a. Bl. Par.	„	14,3 bis 15,6		1532 bis 2400

9) *Iridaceae.*

a) Embryonales Gewebe.

Art	Organ, Gewebe	Färbung u. Fixierung	d in μ	d erhöht	Vol. in μ^3 nicht erh.
Iris florentina	Sa.kn.	S. G. O.	7,5		221
Iris sibirica	Fr.kn.	„	7,5		221
Crocus caeruleus	Wu.sp. Sch.	Eisen-Haem. Juël. f.	6,5 bis 7,8		144 bis 248

b) Ausgebildetes Gewebe.

Art	Organ, Gewebe	Färbung u. Fixierung	d in μ	d erhöht	Vol. in μ^3 nicht erh.
Iris plicata	a. Bl. Ep. Ob.	lebend	12,5		1054
	a. Bl. chlor.f. Par.	Zus. von Pikr.-Nigr.	10,3		572
Iris germanica	a. Bl. Ep.	lebend	13		1150
Crocus caeruleus	j. Bl. Ep.	„	11,7		840
	Zellschicht unt. der Ep.	Zus. von Pikr.-Nigr.	a = 3,9 b = 7,8 c = 9,1		140
	j. Bl. Par.	„	11,7		840

10) *Dioscoreaceae.*

Embryonales Gewebe.

Art	Organ, Gewebe	Färbung u. Fixierung	d in μ	d erhöht	Vol. in μ^3 nicht erh.
Dioscorea iaponica	Wu.sp. Sch.	S. G. O. Fl. fl.	4,7		54
	Veg.sch. d. Sta.	„	5,2		73

γ) **Glumiflorae.**

1) *Juncaceae.*

a) Embryonales Gewebe.

Art	Organ, Gewebe	Färbung u. Fixierung	d in μ	d erhöht	Vol. in μ^3 nicht erh.
Juncus Gerardii	Wu.sp. Sch.	S. G. O.	2,6		9,2
Luzula albida	Frkn.	Fl. f.			
	Bl. knospe embryonale Ep.	„	2,6 bis 3		9,2 bis 14
		„	3,6		25

Art	Organ, Gewebe	Färbung u. Fixierung	d in μ	d erhöht	Vol. in μ^3 nicht erh.
Luzula albida	Bl. knospe embryonales Par.	S. G. O. Fl. f.	2,6 bis 3		9,2 bis 14
Luzula multiflora	Wu.sp. Sch.	„	3,9		31
	Bl.kn. embryonale Schl.z.	„	3,9		31

b) Ausgebildetes Gewebe.

Art	Organ, Gewebe	Färbung u. Fixierung	d in μ	d erhöht	Vol. in μ^3 nicht erh.
Juncus Gerardii	a. Bl. Ep. Ob.	lebend	5,8		100
	a. Bl. Ep. Un.	„	5,2		73
	a. Bl. chlor.f. Par.	Zus. von Pikr.-Nigr.	2,6		9
Luzula albida	j. Bl. Ep.	lebend	6,5		144
	a. Bl. Ep. Ob.	„	6,5		144
	a. Bl. Ep. Un.	E. B. H. Alk. f.	5,2	6,5	73
	a. Bl. Schl.z.	„	a = 2,6 b = 2,6 c = 8,5	3,25 3,25 10,6	30
	j. Ste. Par.	Haem. D. Alk.f.	a = 3,9 b = 3,9 c = 6,5	4,8 4,8 8	50
	a. Ste. Par.	E. B. H. Alk.f.	6,5	8	144
Luzula multiflora	j. Bl. Ep.	lebend	6,5		144
	a. Bl. Ep.	Haem. D. Alk.f.	6,5	8	144

2) *Cyperaceae.*

a) Embryonales Gewebe.

Art	Organ, Gewebe	Färbung u. Fixierung	d in μ	d erhöht	Vol. in μ^3 nicht erh.
Scirpus silvaticus	Wu.sp. Sch.	S. G. Fl. f.	2,6		9
	Blütenanlage	„	2,6		9
Cyperus gracilis	Wu.sp. Sch.	S. G. O. Fl. f.	3		14
Cyperus papyrus	Wu.sp. Sch.	„	2,8		11
Capex leporina	Wu.sp. Sch.	„	3,9		31
	Bl.knospe	„	2,6 bis 3,9		9 bis 31

b) Ausgebildetes Gewebe.

Art	Organ, Gewebe	Färbung u. Fixierung	d in μ	d erhöht	Vol. in μ^3 nicht erh.
Scirpus silvaticus	a. Bl. Ep. Ob.	lebend	5,8		100
	a. Bl. Ep. Un.	„	5,2		73
	a. Bl. chlor.f. Par.	Zus. von Pikr.-Nigr.	3,9		31
Cyperus papyrus	a. Bl. Ep. Ob.	lebend	6,5		144
	a. Bl. Ep. Un.	„	a = 4,5 b = 6,5 c = 6,5		100
	j. Ste. Par.	E. B. H. Alk. f.	3 bis 3,9		14 bis 31

Art	Organ, Gewebe	Färbung u. Fixierung	d in μ	d erhöht	Vol. in μ^3 nicht erh;
Carex leporina	a. Bl. Ep. Ob.	Haem. D. Alk. f.	3,9		31
	a. Bl. Ep. Un.	„	3,9		31

3) *Gramineae.*

a) Embryonales Gewebe.

Art	Organ, Gewebe	Färbung u. Fixierung	d in μ	d erhöht	Vol. in μ^3 nicht erh;
Arundinaria japonica	Wu.sp. Sch.	S. G. O. Fl. f.	5,2		73
	Halm. embryonale Ep.	„	5,2		73
Oryza sativa	Wu.sp. Sch.	„	2,9		12,7
Zea Mays	Wu.sp. Sch.	„	5,2		73
	♂ Blütenanlage	„	5,2		73
Andropogon Sorghum	Wu.sp. Sch.	„	3,9		31
Bromus arvensis	Wu.sp. Sch.	„	3,9		31
Avena sativa	Wu.sp. Sch.	„	6		113
Anthoxantum nigricans	Wu.sp. Sch.	„	3,9		31
Panicum miliaceum	Wu.sp. Sch.	„	4,5		47
Triticum vulgare	Wu.sp. Sch.	„	6,9		172
	Hypokotyl	„	7,2		195
	Fr.kn. Integument	„	7,2		195
Secale cereale	Wu.sp. Sch.	„	6,5		144
	Fr.kn. Nucellus	„	7,2		195
	Hypokotyl	„	6,5		144
Hordeum vulgare	Wu.sp. Sch.	„	6,5		144
	Fr.kn. Integument	„	5,6		92
Elymus arenarius	Fr.kn. Nucellus	„	7,2		195

b) Ausgebildetes Gewebe.

Art	Organ, Gewebe	Färbung u. Fixierung	d in μ	d erhöht	Vol. in μ^3 nicht erh;
Arundinaria japonica	a. Bl. Ob. Ep.-zellen I.: Wände wellig.	Haem. D. Alk. f.	5,2	6,5	73
	a. Bl. Ob. Ep.-zellenII.: Wände nicht wellig	„	a = 3,9 b = 3,9 c = 5,2	4,8 4,8 6,5	41
	Nebenzellen der Schl.z.	„	3,9	4,8	31
	a. Bl. chlor.f. Par.	E. B. H. Alk. f.	5,2	6,5	73
	Halm Par.	„	9,1	11,4	394
	Bl.knospe. j. Par.	S. G. O. Fl. f.	6,5	8,1	143
Zea Mays	a. Bl. Ob. Ep.-zellen I.	lebend	7,2		195
	a. Bl. Ob. Ep.-zellen II.	„	a = 5,2 b = 5,2 c = 6,5		92

Art	Organ, Gewebe	Färbung u. Fixierung	d in μ	d erhöht	Vol. in μ^3 nicht erh.
Zea Mays	a. Bl. Ep. Un·	lebend	6,5		144
	Nebenzellen der Schl.z.	Zus. von Pikr.-Nigr.	4,5		47
	Ep. Kurzzellen	„	3,1		31
	j. Halm Par.	„	9,1 bis 10,4		394 bis 525
	Niederbl. Par.	„	a = 5 b = 16,5 c = 16,5		701
	j. Halm Par.	„	7,8 bis 11,7		248 bis 840
	a. Halm Par.	„	12,8		1100
	j. Anthere Konnektiv	S. G. O. Fl. f.	4,5	5,6	47
	j. Anthere Ep.	„	3,9 bis 4,5	4,8 bis 5,6	31 bis 47
	j. Anthere fibrinöse Schicht	„	3,9	4,8	31
	j. Anthere Tapetenschicht	„	5,2	6,5	73
	j. Anthere Pollenmutterzell.	„	7,8	9,7	248
Avena sativa	Bl. Ep. Ob.	Zus. von Pikr.-Nigr.	7,8 bis 9,1		248 bis 394
	j. Halm. Par.	„	9,1 bis 9,75		394 bis 485
Triticum sativum	a. Bl. Ep.	E. B. H. Alk. f.	6,5 bis 7,8	8,1 bis 9,7	143 bis 248
Secale cereale	a. Bl. Ep.	„	a = 6,5 b = 6,5 c = 7,8	8,1 8,1 9,7	172
Hordeum vulgare	Bl. Ep.	„	6,5	8,1	143
	Bl. Par.	Haem. D. Alk. f.	5,2 bis 5,8	6,5 bis 7,25	73 bis 100
	Halm über dem Knoten Par.	Zus. von Pikr.-Nigr.	7,8		248

Figuren-Erklärung.

Vergrößerung überall: Ölimmersion $^1/_{12}$, Okular IV Zeiß. Die Umrisse der Kerne sind mit dem Abbéschen Zeichenapparat entworfen.

Kerne aus embryonalem Gewebe.

Scitamineae.

Fig. 1. *Musa Arnoldiana:* Kern vom Scheitel der Wurzelspitze, mattes Gerüst, Nukleolus behöft. S. G. Juël f.

Fig. 2. *Zingiber officinale:* Kern vom Scheitel der Wurzelspitze, feines, fädiges Gerüst mit Karyosomen. Eisen-Haem. Juël f.

Fig. 3. *Canna indica:* Kern aus dem Plerom der Wurzelspitze, feinmaschiges Gerüst, schwach erkennbare Karyosomen. E. B. H. Fl. f.

Fig. 4. *Phrynium setosum:* Kern vom Scheitel der Wurzelspitze, mattes feinmaschiges Gerüst, Nukleolus mit Vakuole. S. G. O. Juël. f.

Colchicaceae.

Fig. 5. *Tricyrtis hirta:* Kern vom Scheitel der Wurzelspitze, feinmaschiges Gerüst mit Körnchen und kleinen Karyosomen. S. G. O. Fl. f.

Fig. 6. *Uvularia grandiflora:* Kern vom Sproßscheitel, feines Gerüst mit Körnchen und deutlichen Karyosomen, Nukleolus behöft. S. G. O. Fl. f.

Liliaceae.

Fig. 7. *Lilium candidum:* Kern aus dem Plerom der Wurzelspitze, grobkörnige Struktur. S. G. V. Fl. f.

Fig. 8. *Scilla sibirica:* Kern vom Scheitel der Wurzelspitze, deutliches Maschenwerk mit großen Karyosomen, Nukleolus behöft. S. G. O. Fl. f.

Fig. 9. *Anthericum ramosum:* Kern aus der jungen Samenknospe, deutliches Maschenwerk mit Karyotinkörnchen. S. G. O. Fl. f.

Fig. 10. *Chlorophytum Sternbergianum:* Kern aus dem ersten Integument, feinmaschiges Gerüst mit Karyotinkörnchen. Nukleolus behöft. S. G. O. Fl. f.

Fig. 11. *Phormium tenax:* Kern aus dem Periblem der Wurzelspitze, inhaltsarmer Kern mit großem behöftem Nukleolus. E. B. H. 70% Alk. f.

Pontederiaceae.

Fig. 12. *Eichhornia crassipes:* Kern vom Scheitel der Wurzelspitze, mattes Gerüst. S. G. O. Fl. f.

Convallariaceae.

Fig. 13. *Convallaria majalis:* Kern vom Scheitel der Wurzelspitze, deutliches Maschenwerk mit eingelagerten Tröpfchen. S. G. O. Fl. f.

Fig. 14. *Aspidistra elatior:* Kern vom Scheitel der Wurzelspitze, körnige Struktur, Maschenwerk nur stellenweise sichtbar. S. G. O. Fl. f.

Fig. 15. *Asparagus plumosus:* Kern vom Stammvegetationsscheitel, feines, fädiges Gerüst mit kleinen Karyosomen. S. G. O. Fl. f.

Fig. 16. *Yucca treculeana:* Kern vom Scheitel der Wurzelspitze, feines Gerüst mit vielleicht kleinen Karyosomen. S. G. O. Juël. f.

Amaryllidaceae.

Fig. 17. *Clivia nobilis:* Kern der jungen Blattepidermis, grobmaschiges Gerüst mit Tröpfchen und Karyosomen. Haem. D. Alk. f.

Fig. 18. *Agave americana:* Kern aus dem jungen Plerom der Wurzelspitze, Körnchen und Karyosomen. S. G. O. Fl. f.

Bromeliaceae.

Fig. 19. *Tillandsia spec. XV.:* Kern der embryonalen Blattepidermis, sehr feines, körniges Gerüst. S. G. O. Fl. f.

Fig. 20. *Lamprococcus fulgens:* Kern aus dem jungen Plerom der Wurzelspitze, feines Gerüst, Nukleolus behöft. Safr. Fl. f.

Fig. 21. *Billbergia nutans:* Kern aus dem nicht mehr ganz embryonalen Plerom der Wurzelspitze, feines Gerüst, Nukleolus behöft. S. G. O. Fl. f.

Haemodoraceae.

Fig. 22. *Sanseviera ceylanica:* Kern vom Periblemscheitel der Wurzelspitze, feines Gerüst, vielleicht kleine Karyosomen. S. G. O. Fl. f.

Iridaceae.

Fig. 23. *Crocus caeruleus:* Kern vom Scheitel der Wurzelspitze, fädiges Gerüst, deutliche Karyosomen. Eisen-Haem. Juël f.

Dioscoreaceae.

Fig. 24: *Dioscorea japonica:* Kern vom Stammvegetationsscheitel, feinmaschiges Gerüst, Nukleolus behöft. S. G. O. Fl. f.

Juncaceae.

Fig. 25. *Luzula albida:* Kern vom Scheitel der Wurzelspitze, sehr feines, körniges Gerüst, Nukleolus behöft. S. G. O. Fl. f.

Cyperaceae.

Fig. 26. *Scirpus silvaticus:* Kern aus dem jungen Periblem der Wurzelspitze, feines Gerüst, Nukleolus behöft. S. G. O. Fl. f.

Fig. 27. *Cyperus papyrus:* Kern vom Dermatogenscheitel der Wurzelspitze, feines Maschenwerk. S. G. O. Fl. f.

Gramineae.

Fig. 28. *Arundinaria japonica:* Kern aus der embryonalen Epidermis des Halmes, feines Maschenwerk mit Körnchen. S. G. O. Fl. f.

Fig. 29. *Zea Mays:* Kern vom Pleromscheitel der Wurzelspitze, feines, körniges Gerüst, Nukleolus behöft. S. G. O. Fl. f.

Fig. 30. *Bromus arvensis:* Kern aus dem jungen Periblem der Wurzelspitze, feines, körniges Gerüst. S. G. O. Fl. f.

Kerne aus ausgewachsenem Gewebe.

Fig. 31. *Luzula albida:* Kern aus der Rinde der Wurzel, deutlich ausgebildetes Maschenwerk mit eingelagerten Tröpfchen. S. G. V. Fl. f.

Fig. 32. *Carex leporina:* Kern aus der Blattepidermis, deutlich ausgebildetes Maschenwerk mit eingelagerten Tröpfchen. Haem. D. Alk. f.

Literatur.

Amelung, E., Beziehungen zwischen dem Volumen der Zellen und dem Volumen der Pflanzenorgane. [Diss.] Würzburg 1893.

Boveri, Th., Zellenstudien. V. Über die Abhängigkeit der Kerngröße und Zellenzahl der Seeigellarven von der Chromosomenzahl der Ausgangszelle. (Jenaische Zeitschr. f. Naturw. Bd. 39. 1905.)

Berezowski, A., Studien über die Zellgröße. Erste Mitteilung über das Verhältnis zwischen der Zellgröße und der Gesamtgröße des wachsenden Organismus. (Arch. f. Zellforschg. Bd. 5. 1910.)

Conklin, E. G., Cell-size and nuclear-size. (Journ. f. experim. Zoologie. Vol. 12. 1912.)

Chambers, R., Einfluß der Eigröße und der Temperatur auf das Wachstum und die Größe des Frosches und dessen Zellen. (Arch. f. mikrosk. Anatomie. Bd. 72. 1908.)

Digby, L., The cytology of *Primula kewensis* and other related *Primula hybrids.* (Ann. of Botan. Vol. 26. 1912.)

Driesch, H., Von der Beendigung morphogener Elementarprozesse. (Arch. f. Entwicklungsmech. Bd. 6. 1898.)

Driesch, H., Die isolierten Blastomeren des Echinidenkeimes. (Arch. f. Entwicklgsmech. Bd. 10. 1900.)

Engler-Prantl, Die natürlichen Pflanzenfamilien.

Engler, A., Die systematische Anordnung der monokotyledoneen Angiospermen. (Abhandl. d. Königl. Akad. d. Wiss. Berlin. 1892. II.)

— Syllabus der Pflanzenfamilien. 7. Aufl. (Mit Unterstützung von E. Gilg.) Berlin 1912.

Erdmann, Rh., Kern- und Protoplasmawachstum in ihren Beziehungen zueinander. (Ergebn. d. Anatom. u. Entwicklgesch. Bd. 1. 1908.)

— Experimentelle Untersuchungen der Massenverhältnisse von Plasma, Kern und Chromosomen in dem sich entwickelnden Seeigelei. (Arch. f. Zellforschg. Bd. 2. 1908.)

— Quantitative Analyse der Zellbestandteile bei normalem, experimentell verändertem und pathologischem Wachstum. (Ergebn. d. Anatom. u. Entwicklgesch. Bd. 20. 1912.)

Farmer, J. B., a. Digby, L., On dimensions of chromosomes considered in relation to phylogeny. (Phil. Transact. roy. Soc. London. Vol. 205. 1914.)

Gates, R. R., The mutation factor in evolution with particular reference to *Oenothera*. London 1915.

Gerassimow, J. J., Über die Lage und die Funktion des Zellkernes. (Inst. d. botan. Gartens der Universität Moskau. 1901.)

— Über den Einfluß des Kernes auf das Wachstum der Zelle. (Bull. Soc. imp. Natural. Moskau 1901.)

— Über die Größe des Zellkernes. (Beihefte z. Botan. Centralbl. Abt. I. Bd. 18. 1904.)

— Zur Physiologie der Zelle. (Bull. Soc. imp. Natural. Moskau 1904.)

— Die Abhängigkeit der Größe der Zelle von der Menge ihrer Kernmasse. (Zeitschr. f. allg. Physiologie. Bd. 1. 1902.)

Godlewski, E. jun., Plasma und Kernsubstanz in der normalen und der durch äußere Faktoren veränderten Entwicklung der Echiniden. (Arch. f. Entwicklgsmech. Bd. 26. 1908.)

Groß, R., Beobachtungen und Versuche an lebenden Zellkernen. (Arch. f. Zellforschg. Bd. 14. 1916.)

Hartmann, O., Über das Verhältnis von Zellkern und Zellplasma bei *Ceratium* und seine Bedeutung für Variation und Periodizität. (Arch. f. Zellforschg. Bd. 14. 1916.)

Hertwig, R., Über das Wechselverhältnis von Kern und Protoplasma. (Sitz.-Ber. d. Gesellsch. f. Morphol. u. Physiol. in München. Jahrg. 1902 u. 1903.)

— Über Korrelation von Zell- und Kerngröße und ihre Bedeutung für die sexuelle Differenzierung. (Biol. Zentralbl. Bd. 25. 1903.)

— Über neue Probleme der Zellenlehre. (Arch. f. Zellforschg. Bd. 1. 1908.)

Koehler, O., Über die Abhängigkeit der Kernplasmarelation von der Temperatur und vom Reifezustand der Eier. Experimentelle Untersuchungen an *Strongylocentrotus lividus*. (Arch. f. Zellforschg. Bd. 8. 1912.)

Küster Zelle und Zellteilung. (Handwörterbuch der Naturwissenschaften. Bd. 10. 1914.)

Lundegårdh, H., Fixierung, Färbung und Nomenklatur der Kernstrukturen. (Arch. f. mikr. Anatom. 1. Bd. 80. 1912.)

Lundegårdh, H., Über Kernteilung bei höheren Organismen nach Untersuchungen am lebenden Material. (Jahrb. f. wiss. Botan. Bd. 51. 1912.)

— Das Karyotin im Ruhekern und sein Verhalten bei der Bildung und Auflösung der Chromosomen. (Arch. f. Zellforschg. Bd. 9. 1912.)

Liehr, O., Ist die angenommene Verwandtschaft der *Helobiae* u. *Polycarpicae* auch in ihrer Cytologie zu erkennen? (Beitr. zur Biologie d. Pflanzen. Bd. 13. 1916.)

Marcus, H., Über die Wirkung der Temperatur auf die Furchung bei Seeigeleiern. (Arch. f. Entwicklgsmech. Bd. 22. 1906.)

Müller, Cl., Kernstudien an Pflanzen. I u. II. (Arch. f. Zellforschg. Bd. 8. 1910.)]

Nemec, B., Das Problem der Befruchtungsvorgänge und andere zytologische Fragen. Berlin (Bornträger) 1910.

Neuenstein, H., Über den Bau des Zellkernes bei den Algen und seine Bedeutung für ihre Systematik. (Arch. f. Zellforschg. Bd. 1. 1914.)

Popoff, M., Experimentelle Zellstudien. I. (Arch. f. Zellforschg. (1908. Bd. 1.)

— do. II. (Arch. f. Zellforschg. Bd. 3. 1909.)

Rabl, C., Über den Bau und die Entwicklung der Linse. (Zschr. f. wissensch. Zoologie. Bd. 67. 1899.)

Rautmann, H., Der Einfluß der Temperatur auf das Größenverhältnis des Protoplasmakörpers zum Kern. Experimentelle Untersuchungen an *Paramaecium caudatum*. (Arch. f. Zellforschg. Bd. 3. 1909.)

Rosen, F., Beiträge zur Kenntnis der Pflanzenzellen. I. (Beitr. z. Biologie d. Pflanzen. Bd. 5. 1892. Heft 2.)

Schrammen, F. R., Über die Einwirkung von Temperaturen auf die Zellen des Vegetationspunktes des Sprosses von *Vicia Faba*. (Verhandl. d. naturh. Vereins d. preuß. Rheinlande, Westfalens u. d. Reg.-Bez. Osnabrück. Jahrg. 59. 1902.)

Sierp, H., Über die Beziehungen zwischen Individuengröße, Organgröße und Zellengröße mit besonderer Berücksichtigung des erblichen Zwergwuchses. (Jahrb. f. wiss. Botan. Bd. 53. 1914.)

Stauffacher, Hch., Beiträge zur Kenntnis der Kernstrukturen. (Zschr. f. wiss. Zoologie. Bd. 95. 1910.)

— Neue Beobachtungen auf dem Gebiet der Zelle. (Zschr. f. wiss. Zoologie. Bd. 98. 1911.)

— Zellstudien I. Bemerkungen zu den Methoden der modernen Zellforschung. (Ztschr. f. wiss. Zoologie. Bd. 109. 1914.)

Strasburger, E., Über die Wirkungssphäre der Kerne und die Zellgröße. Jena (G. Fischer) 1893.

Tischler, G., Untersuchungen über die Entwicklung des Bananenpollens. I. (Arch. f. Zellforschg. Bd. 5. 1910.)

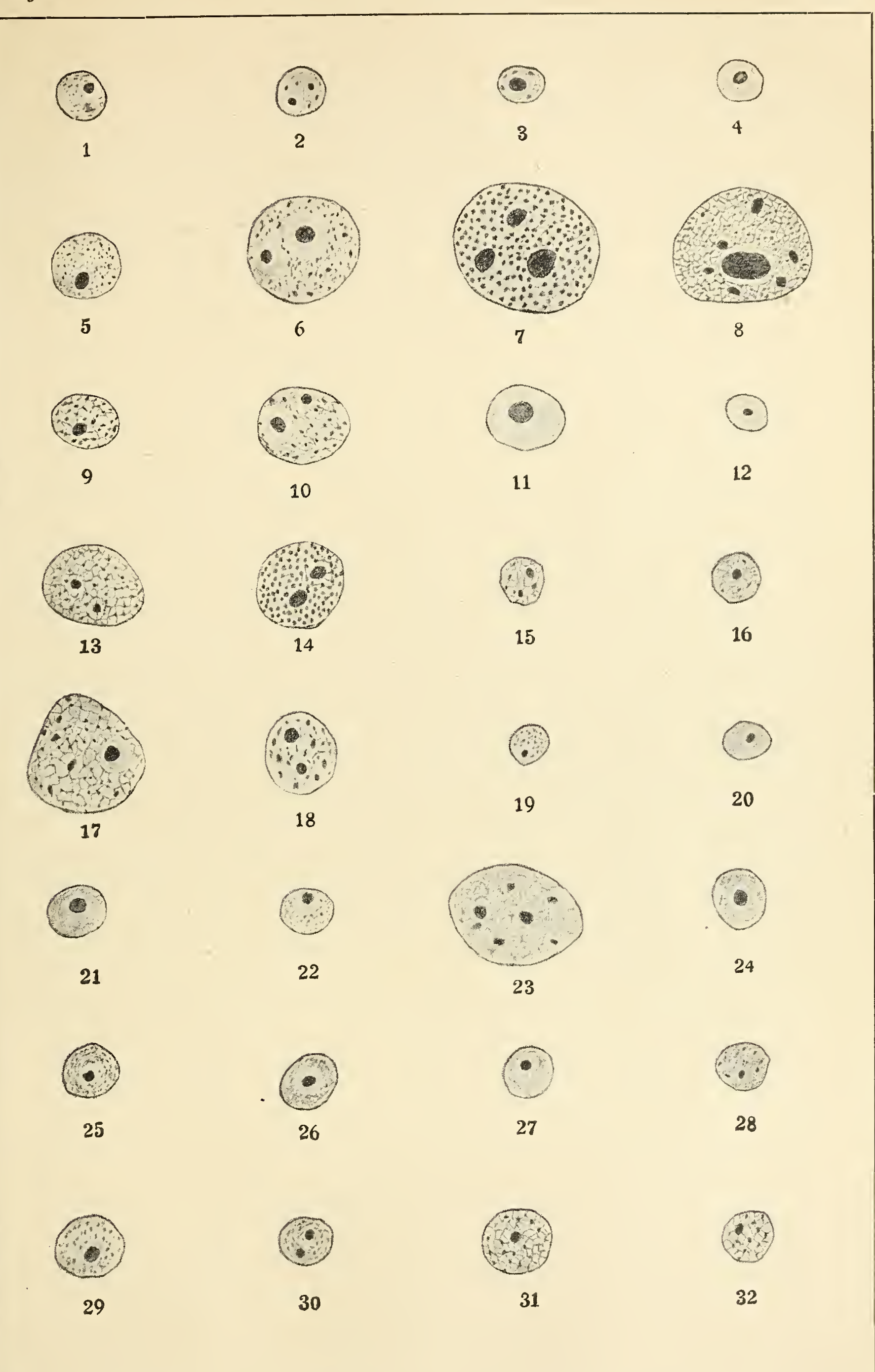
— Chromosomenzahl, -Form und -Individualität im Pflanzenreich. (Progr. Rei Botanicae. Bd. 5. 1915.)

Warming, Eug., Handbuch der systematischen Botanik. Deutsche Ausgabe. 3. Aufl. von M. Möbius. Berlin 1911.

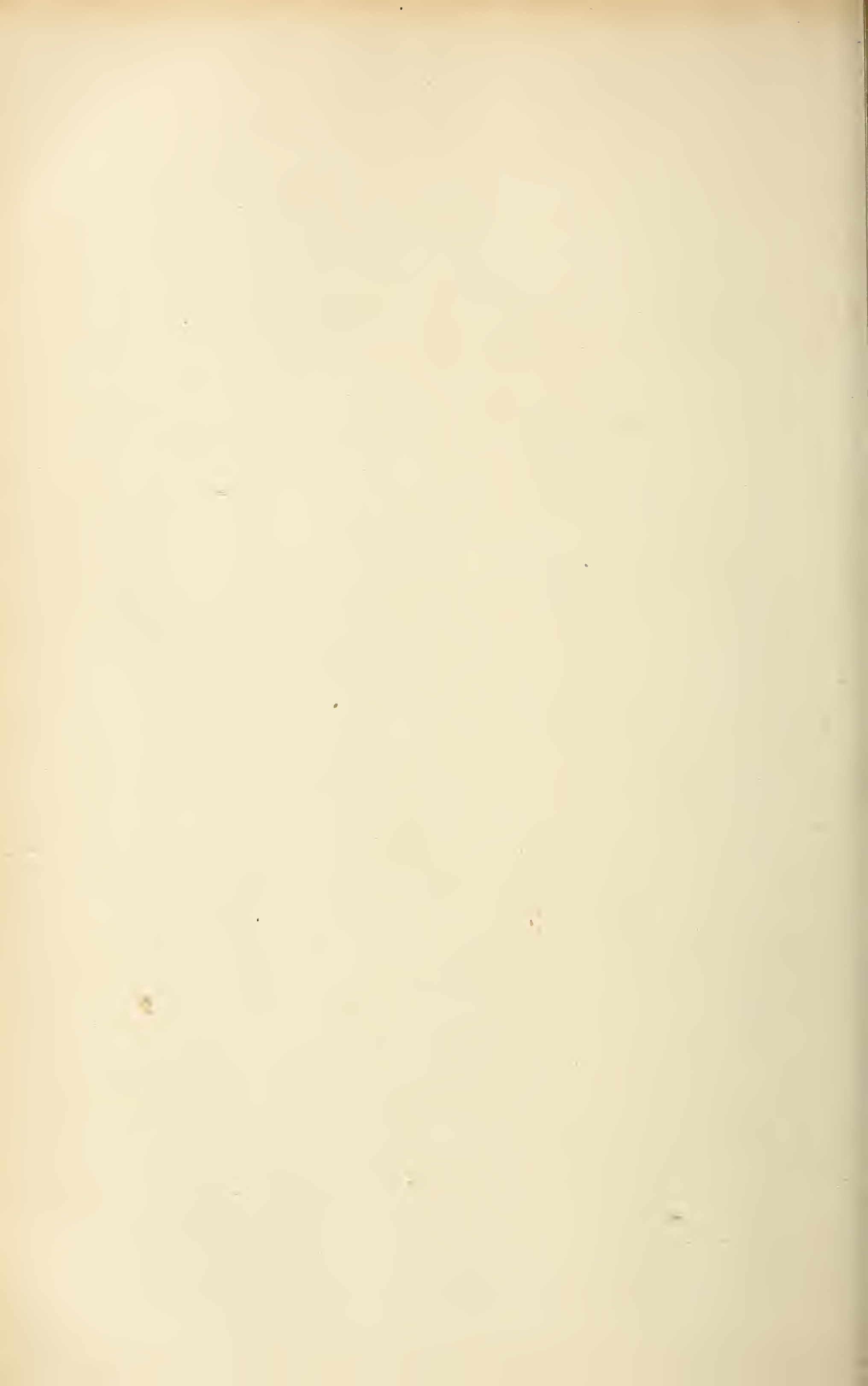
Winkler, H., Über experimentelle Erzeugung von Pflanzen mit abweichenden Chromosomenzahlen. (Zeitschr. f. Botanik. Jahrg. 8. 1916.)

Zacharias, E., Über das Verhalten des Zellkernes in wachsenden Zellen. (Flora. 1895. Bd. 81. Ergänzbd.)

Zimmermann, A., Die Morphologie und Physiologie des pflanzlichen Zellkernes. 1887.



Emmy Klieneberger. *Verlag von C. Heinrich, Dresden-N.*



Über den Einfluß der Konzentration der Nährlösung auf einige Pflanzen.

Von

Ludwiga Gurlitt aus Graz.

Mit 32 Abbildungen im Text.

Einleitung.

Unsere Kenntnis der Nährstoffkonzentrationen, wie sie in verschiedener Weise von einzelnen Pflanzengruppen — Kryptogamen sowohl als Blütenpflanzen — gefordert werden, ist noch eine sehr lückenhafte.

Von Phanerogamen ist nur eine äußerst beschränkte, immer wiederkehrende Auswahl von Spezies zur Untersuchung herangezogen worden. Es handelt sich meist um *Phaseolus, Pisum, Zea Mais, Vicia faba, Panicum, Lepidium* und wenige andere. Die Grenzen der für sie zuträglichen Nährsalz-Konzentrationen werden mit 1—5‰ angegeben. Versuche mit höheren Konzentrationen finden sich kaum, höchstens zufällige Beobachtungen, wie eine Angabe von Knop, daß *Phaseolus*, in 5‰ KNO_3 (im Brunnenwasser gelöst) kultiviert, noch weiter gedieh, als der Salzgehalt infolge langsamer Verdunstung auf 25‰ gestiegen war. Im Allgemeinen wurde der Frage nach einer eventuellen Steigerung der Konzentration wenig Interesse geschenkt — umsomehr, als die Bestimmung des Gehaltes von Böden durch die wechselnden Adsorptionsverhältnisse eine sehr schwierige ist. Man beschränkte sich auf die Konstatierung salzarmer und reicher Standorte.

Die ausführlichste Arbeit über das Verhalten von Pflanzen gegen Konzentrationsschwankungen ihrer Nährlösungen stammt von Stange. Neben den oben erwähnten Objekten kultivierte er typische Salzpflanzen *(Cochlearia, Plantago maritima)*. Die Steigerung des osmotischen Druckes bewirkte er durch Zugaben von KNO_3 zu 2‰ Knop'scher Lösung. Die obere Grenze für Salpeterpflanzen *(Lupinus* und *Phaseolus)* findet er bei 22‰ Gehalt, dem ein Turgor von 0,6 Mol in den Pflanzenzellen gegenübersteht. Diese Werte steigen für die Kochsalzpflanzen durch Gaben von NaCl bis 30‰ *(Cochlearia)* mit einem Höchstdruck von 0,9 Mol (mit Kochsalz gemessen). Die Möglich-

keit aber einer weiteren Steigerung des Turgors berührt er nur mit einem Hinweis auf die Ruderalpflanzen. Es war ihm nämlich der Druck von 0,8—1,1 Mol KNO_3 in den Zellen von *Chenopodium Botrys* und *Atriplex* aufgefallen, die in Erde wuchsen und mit 2,5‰ Knop begossen wurden. Diese Art der Kultur läßt natürlich kein genaues Urteil über die Substratkonzentration zu.

Rysselberge hat genaue Untersuchungen über die Fähigkeit der Zellen von *Tradescantia discolor*, sich hypertonischen Lösungen anzupassen, ausgeführt; der Vorgang soll nach dem Weber'schen Gesetz stattfinden.

Von den Arbeiten, die sich mit der Messung des osmotischen Druckes der Zellen am natürlichen Standort der Pflanze beschäftigen, wäre eine Zusammenstellung von Drabble zu erwähnen. Sie gibt eine Reihe von Drucken, von 3389,6 mm Hg angefangen und langsam bis 14958 mm Hg steigend, an, wie sie Bewohnern verschiedener Standorte von submersen Pflanzen bis zur Salzsteppenflora zugeordnet sind

Die höchsten Drucke hat Fitting an seinen Wüstenpflanzen konstatiert, wo Drucke von 3 Mol KNO_3 = 100 Atmosphären nicht selten waren. Angaben über den Gehalt des Bodens finden sich nur andeutungsweise.

Unter den Kryptogamen sind besonders die Algen zu ernährungs-physiologischen Experimenten verwendet worden. Ihr Auftreten im Süß- und Salzwasser gab reichlich Veranlassung dazu. Um einige davon zu erwähnen: Richters Kulturversuche von Süßwasseralgen in Kochsalzlösungen zeigten, daß *Anabaena* durch langsame Steigerung an 60‰ NaCl, *Oscillaria* sogar an 80‰ gewöhnt werden konnte. Die dabei eintretenden Gestaltsveränderungen der Zelle bilden eine Paralelle zu den bei meinen Versuchen an Moosprotonemen induzierten.

Artari studierte den osmotischen Einfluß verschiedener Stoffe. *Chlorella* wurde erst von 40‰ KNO_2, 50‰ NH^4NO_3 oder 80‰ KNO_3 getötet. Glukosekulturen schädigten *Stichococcus* bei 25%, *Scenedesmus* schon bei 10‰. Die bei diesen letzteren angegebenen Formveränderungen zeigen, mit Richters NaCl-Kulturen verglichen, gerade entgegengesetzte Tendenz.

Auf eine Arbeit von Livingston über Palmellenstadien bei *Stigeoclonium* komme ich später zu sprechen.

Das Verhalten von Laub- und Lebermoosen, speziell ihrer Vorkeime, bei Konzentrationssteigerung ihres Mediums ist meines Wissens nach nicht untersucht worden. Die Angaben beschränken sich auf chemische Wirkungen einzelner Salze, auf die untere Grenze der Nährstoffkonzentration, auf die durch Ausschalten einzelner Stoffe bewirkten Reaktionen. Nur Servettaz macht Bemerkungen über die Widerstandsfähigkeit des Protonemas gegen osmotische Drucke. Er gibt bei 8‰ Detmer'scher Nährlösung binnen 3 Wochen völliges Absterben an. Diese niedere Zahl hat sich durch meine Versuche nicht bestätigt.

Alle für die grünen Pflanzen gefundenen Werte werden jedoch

weit von den Pilzen übertroffen. Unter ihnen weist *Zygosaccharomyces mellis acidi,* der den Honig vergärt, die bedeutendste Osmophilie auf: er lebt in 80% Glukose, was einem Druck von 80—100 Atmosphären entspricht.

In folgender Arbeit soll 1. das Verhalten der Laubmoose bei Steigerung der Nährstoffkonzentration untersucht werden. Es wird sich dabei in erster Linie um das Protonema handeln. Besondere Rücksicht wird auf *Funaria hygrometrica* genommen werden, deren Standort auf besondere Widerstandsfähigkeit schließen ließ.

2. Wird der Versuch gemacht, die Ruderalpflanzen und die Lägerflora der Alpen unter osmotischen Gesichtspunkten zu vereinen, sie als physiologische Gruppe herauszustellen. Es wird dabei das Verhältnis zwischen Turgor und Substratkonzentrationen zu berühren sein.

I. Teil: Moose.

I. Allgemeines über die Protonema-Kulturen.

Wenn im Folgenden besondere Angaben über Licht, Temperatur etc. fehlen, handelt es sich um die hier angegebenen äußeren Verhältnisse:

Gefäße: Esmarch-Glasschalen, mit dem Deckel verschlossen.

Lösung: Bis zur halben Höhe der Schale, nicht erneut.

Licht: Niemals Sonne, am Fensterbrett eines großen Nordfensters.

Temperatur: Der Jahreszeit nach schwankend zwischen 15—20° C.

Die Aussaat erfolgt durch Ausschütteln reifer Mooskapseln, und zwar versuchte ich, alle Schalen von Parallelkulturen mit den Sporen des gleichen Sporogons zu beschicken, um individuelle Verschiedenheiten auszuschließen.

Die Maße der Sporen wurden möglichst gleich groß genommen, um jegliche Beeinflussung der Ernährungsbedingungen durch die verschiedene Menge des gebildeten Protonemas hintanzuhalten. Zur Untersuchung wurde das gekeimte Material mit der Pipette entnommen. Auch das Übertragen in andere Kulturschalen erfolgte auf diesem Wege, die kleine Menge der mitgebrachten Flüssigkeit verschwindet in dem soviel größeren Volumen der zweiten Lösung.

Was die Beschreibung des Verhaltens der Moosprotonemen betrifft, möchte ich noch bemerken: die angegebenen Resultate sind das Produkt mehr oder weniger oft wiederholter Kulturen. Das Objekt ist ein höchst plastisches, und so leuchtet es ein, daß unter den unzähligen Protonemafäden ein und derselben Kultur

nicht Unformität herrschen kann; selbst in den homogensten treten hie und da Sondererscheinungen auf. Solange ihr Prozentsatz ein bescheidener bleibt, sind sie, ein Ausdruck der Mannigfaltigkeit organischer Bildung, nicht in das Bereich der Überlegungen gezogen. Es wird sich aber zeigen, daß in manchen Fällen gerade diese Vielgestaltigkeit als Charakteristikum zu verwenden ist. Auf genaue Zeitangaben habe ich keinen Wert gelegt. Es zeigte sich nämlich bald, daß, je nach der Jahreszeit, durch Schwankungen in Temperatur und Lichtgenuß sowohl die Keimung der Sporen, als auch die Wachstumsgeschwindigkeit des Protonemas variiert. Da aber die durch die Nährlösung bedingten Formveränderungen trotzdem auftraten — beschleunigt oder verzögert —, hatte die Zeitdifferenz keinen Einfluß auf die Resultate.

Genaue Angaben für Keimungsdauer finden sich bei Schöne, Servettaz u. a. m.

Ich gehe zur Beschreibung der einzelnen Versuche über und beginne mit den Protonemakulturen von *Funaria hygrometrica* in Knop'scher Nährlösung.

II. Funaria hygrometrica in verschiedenen Konzentrationen Knop'scher Nährlösung.

Knop'sche Nährlösung weist folgenden Salzgehalt auf:

$Ca(NO_3)_2$	1.00
$MgSO_4$	0,25
KH_2PO_4	0,25
KCl	0,12
$FeCl_3$	Spur

in destilliertem Wasser gelöst. Das Hinzufügen von Eisenchlorid, das in hohen Konz. leicht störende Niederschläge hervorruft, erübrigt sich, weil die chemisch nicht reinen anderen Salze genug Eisen enthalten, um den Bedarf zu decken. Um das Ausfallen von $CaSO_4$ hintanzuhalten, wurde von 10‰ aufwärts Salpeter statt $Ca(NO_3)_2$ verwendet. K_2HPO_4 läßt früher Niederschläge auftreten als KH_2PO_4. (Vergleiche Tottingham's Angabe.)

Die im folgenden angewandten Konzentrationen liegen zwischen 1‰—40‰. Selbstverständlich tritt auch in geringeren Keimung und Wachstum auf, was schon des Öfteren beschrieben wurde und auch außerhalb meines Themas fällt.

Ich möchte die Kulturergebnisse zunächst tabellarisch zusammenstellen und dann die einzelnen Punkte, das Gesetzmäßige der Bildung mit Steigerung der Konzentration abhandeln.

Zu bemerken wäre noch, daß es sich um direkt in die Lösung ausgesäete Sporen handelt und daher alle Angaben über Rhizoiden sich nur auf jene beziehen, die am Protonema selbst, nicht aber an den Moospflänzchen auftreten.

Tabelle I.

1) Konzentration d. Knopschen Lösung	2) Verhalten der Spore	3) Chloronema	4) Rhizoid
1 ‰	Keimung an mehreren Stellen	schlank, verzweigt, nicht sehr viel Chlorophyll	sehr häufig
5 ‰	Keimung an 2 Stellen	schlank, reichlich, kräftig verzweigt	selten
10 ‰	Keimung zeitlich verzögert	etwas gedrungen, stets verzweigt	keine
20 ‰	Zeitlich verzögert	gedrungen, sehr viel Chlorophyll, Verzweigung viel später als bei 10 ‰	keine
25 ‰	Vorm Auskeimen wächst die Spore zu einer grünen Kugelzelle heran	sehr gedrungene Fäden, wenig verzweigt. Viel Chlorophyll. Membran hie und da dick.	keine
30 ‰	Vorm Auskeimen, das hier erst nach 2 Monaten eintritt, wird die Spore zu einer großen dunkelgrünen Zelle mit sichtbarer Membran	Mehrzellige, auch verzweigte kurze Fäden. Einzelzellen sehr chlorophyllreich, fast kugelig und oft mit dicker Membran	keine
40 ‰	Bleibt in Form einer sehr chlorophyllreichen großen Kugelzelle ruhen, Membran deutlich gequollen	Nur ganz selten werden dunkelgrüne Stadien von 2—3 Zellen gebildet. Membran deutlich	keine

Zu 2.) Von 1 ‰—20 ‰ erfolgt die Keimung, indem die Exine an 1—3 Stellen aufspringt und sofort Vorwölbung des Vorkeims eintritt. Steigende Konzentration verlangsamt diesen Vorgang etwas. In 25 ‰—40 ‰ schwillt die Spore selbst langsam an, bildet reichlich Chlorophyll, läßt die Exine als kleines Häutchen hinter sich liegen. Das weitere Protonema-Wachstum läßt die Spore als gleichgestaltete Zelle im Faden erscheinen, während sie bei den niederen Konzentrationen unter den schlanken Zellen sofort auffällt. Das langsame Anschwellen der Spore gibt ihr Gelegenheit, die nötige Menge osmotisch wirksamer Substanz zu erzeugen, die schließlich Weiterwachstum ermöglicht.

Zu 3.) Vergleicht man die Zellform der Protonemen der einzelnen Kulturen, so sieht man, wie sich das Verhältnis der Zellänge zur Zellbreite immer mehr 1 nähert. Die länglichen, schmalen Zellen der niederen Konzentrationen unterscheiden sich deutlich von den kugelähnlichen der hohen. Der Chlorophyllreichtum, die Kraft der Farbe, die Intensität der Jodkalium-Reaktion auf

Stärke nimmt parallel zur Konzentration der Kultur zu, da durch die starke Wachstumsverzögerung alle gebildete Substanz auf immer engerem Raume zusammengedrängt werden muß. Nicht zu übersehen ist auch das Deutlichwerden der leicht gequollenen Membran.

Zu 3.) Von 10‰ aufwärts treten keine Rhizoiden auf, im 1‰ sind sie reichlich, 5‰ bildet den Übergang.

Es wird nötig sein, etwas näher auf die Bezeichnung Rhizoid und Chloronema einzugehen. Nach Correns definiere ich als Chloronema den grünen, als Rhizoid den farblosen Teil des Pro-

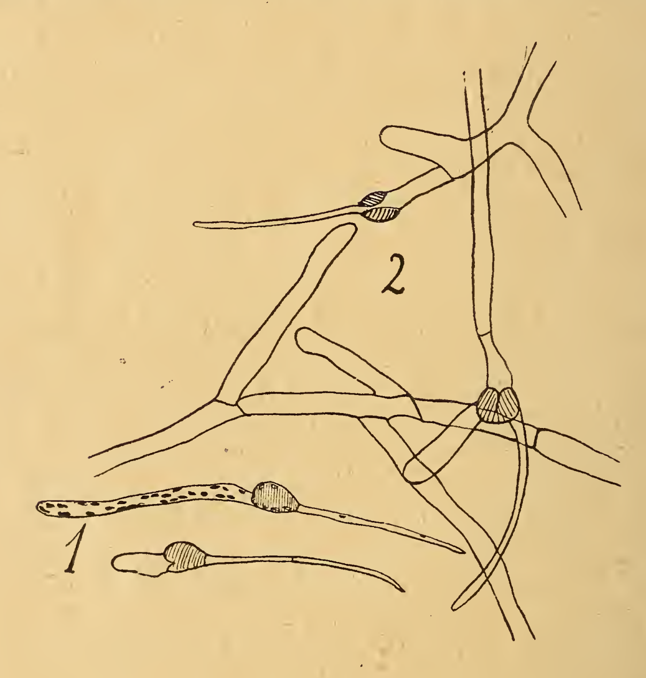


Fig. 1. *Funaria*, $\frac{\text{Knop}}{\text{Holzessig}} > 1.83$ ‰
nach 1) 1 und 2) 5 Wochen Kultur.

tonemas. (Seine Einteilung in oberirdisch und unterirdisch fällt bei meinen Wasserkulturen weg.) Die Frage nach der Tiefstellung der Wände wird später berührt werden.

Die Untersuchungen über die Ursachen des Auftretens, resp. Überhandnehmens von Chloronema einerseits und Rhizoid andererseits haben durch Beobachtung bei natürlichen Außenbedingungen den Einfluß des Lichtes und die Kontaktwirkung des festen Substrates herangezogen. Man faßt danach das Licht nicht als entscheidenden Faktor auf, während die Frage der Kontaktwirkung noch nicht gelöst ist. Meine Versuchsanstellung eliminierte sowohl die Wirkung eines verschiedenen Lichteinflusses, als auch die dif-

ferenzierende mechanische Kraft, was ermöglicht, den formangebenden Einfluß allein der Ernährung zu studieren.

Ehe ich dahinzielende Schlüsse aus Tabelle I mache, möchte ich die Ergebnisse einiger ausgesprochener Hungerkulturen von *Funaria* zusammenstellen:

Tabelle II.

Nährlösung	Chloronema	Rhizoid
$Ca(NO_3)_2$ 5 ‰	1—2 zellig	sehr lang und dünn
$Ca(NO_3)_2$ 10 ‰	1 zellig	„
KNO_3 5 ‰	2 zellig	dünn
KNO_3 10 ‰	2 zellig	„
K_2CO_3 0.5 ‰	vielzellig	sehr lang und fein
K_2CO_3 1 ‰	mehrzellig	sehr lang
Knop Holzessig > 1.83 ‰	verzweigt und lang	sehr dünn und unverzweigt vergleiche Fig. 1—2

Höhere Konzentration der hier angegebenen Salze wirkten binnen kurzem tödlich; meist kam es garnicht zum Auskeimen. Trotzdem lehrt schon der Wert von 10‰, daß es nicht der osmotische Druck ist, der die Rhizoidbildung unterdrückt (vergl. die Seite 332 ausgerechnetenDrucke der einzelnen Lösungen), sondern vielmehr das Fehlen der nötigen Nährstoffe. Auch Schöne fand, daß bei Mangel von Nitraten oder Phosphaten nur Rhizoiden gebildet werden. Seine sehr niederen Konzentrationen von 0,74‰—1,1‰ haben diese Wirkung natürlich noch unterstützt Anschließend möchte ich noch auf Benecke verweisen, der aus Brutknospen von *Lunularia* bei NO_3-Mangel kräftigstes Rhizoidenwachstum erhielt; bei 10‰ erhält sich dagegen nur der Thallus.

Die vorn beschriebenen Kulturen führen also zu dem Schluß, daß durch reichliche Ernährung das Chloronema gefördert wird, die Rhizoiden aber noch bei Nährstoffmangel auftreten. Bei immer intensiverer Ernährung ist das Chloronema imstande, sich hohen Drucken anzupassen, während Rhizoide niemals auftreten.

Ein weiteres Argument für diese Auffassung bieten jene Kulturen, bei denen durch Übertragen in höhere Konzentration einerseits das Chloronema die Rhizoiden überholte und verdrängte, andererseits durch Verminderung der Nährstoffe Rhizoidwachstum induziert werden konnte.

Fig. 3 möge als Beispiel dienen.

Diese Kultur in K_2CO_3-Holzessig 1.25‰ (die speziellen Absichten dieser Kombination werden später erörtert) wies nach 5 Tagen regelmäßige Keimung zu dünnem Protonema auf, das sich in ein fast chlorophylloses Rhizoid und schwach gefärbtes, 1—3-zelliges, ganz kurzes Chloronema differenzierte. (Fig. 3, 1.) Die

Rhizoiden zeigten auffallend starkes Längenwachstum und erfüllten nach einigen Wochen die ganze Schale (Fig. 3, 2).

Nach 2 wöchentlicher Kultur übertrug ich einen Teil davon in Knop 5‰. Schon nach wenigen Tagen zeigten sich große Veränderungen (Fig. 3, 3): Chloronema verdrängt die Rhizoiden und zwar auf dreierlei Weise: 1. Die an einer, höchstens zwei Stellen gekeimten Sporen entsenden an 3. und 4. Stelle neues Chloronema. 2. Die Rhizoiden treiben grüne Seitenzweige. 3. Die farblosen, dünnen Fäden beginnen zu ergrünen und werden, oft sogar innerhalb zweier Querwände, wie die Abbildung zeigt, dicker. Es entsteht schließlich ein dickeres und chlorophyllreicheres Protonema, als es die direkte Aussaat in dieselbe Lösung erzeugte.

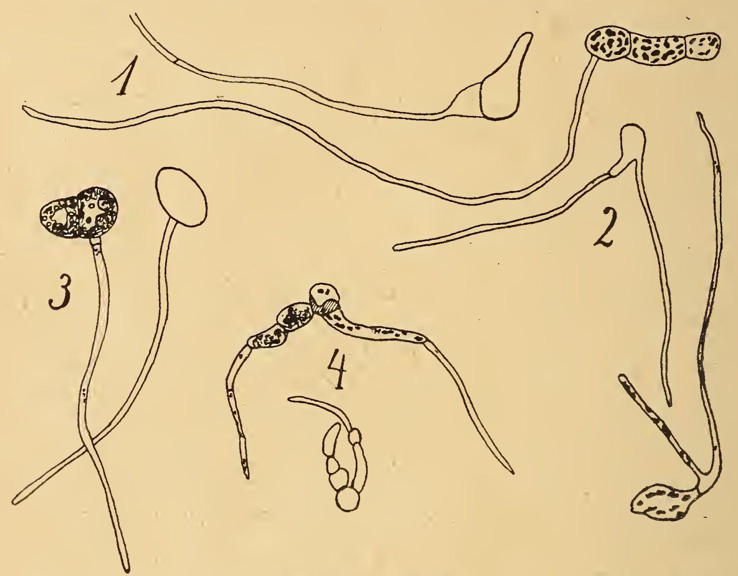


Fig. 2. *Funaria*.
1) K_2CO_3 0.5 ‰. 2) K_2CO_3 1 ‰. 3) KNO_3 5 ‰. 4) KNO_3 10 ‰.

Es tritt damit das Relative in der Reaktion der Protonemen zum ersten Mal hervor, der Ausdruck der Stimmung des Organismus, wenn anders wir mit diesem Worte die durch äußere Einflüsse bedingte innere chemische Konstellation bezeichnen wollen. Wie obiges Beispiel lehrt, kann also die Wachstumsintensität sowohl, als die Form in ein und demselben Medium ganz verschieden sein, je nachdem, wie die vorher genossenen Lebensbedingungen beschaffen waren.

Aus den vielen Experimenten, die zur Bestätigung dieses Satzes ausgeführt wurden, möchte ich nur eines herausgreifen: Kurze, gedrungene Fäden aus Knop 25‰ wurden nach 10 Wochen Kultur in Knop 10‰ übertragen. Sofort trat sehr eiliges Wachstum ein. Doch gleicht das neugebildete Protonema in Farbe, Form und sogar dem ganz seltenen Auftreten von Rhizoiden demjenigen viel weniger konzentrierter Nährlösungen.

Schließlich möchte ich noch einen Versuch erwähnen, der das Übergewicht des Einflusses der Ernährung über den des Lichtes dartut: Sporen, in Knop 30‰ ausgesäet, in warmer Temperatur gehalten und durch schwarzen Karton völlig verdunkelt, begannen nach 3 Monaten, 2—3zellige Vorkeime zu bilden. Diese Kümmer-Formen waren, ihrer kugligen Gestalt und dem, wenn auch ärmlichen Chlorophyllgehalt nach, durchaus als Chloronema anzusprechen. Zu Knop 5‰ und Licht übertragen, trat sehr eifriges Wachstum ein, das neben grünem Chloronema reichlichst Rhizoiden zu Tage förderte. So kam das Bild zustande:

Dunkel — Chloronema,
Licht — Rhizoid,

eine Umschaltung, die direkt durch den Konzentrationswechsel be-

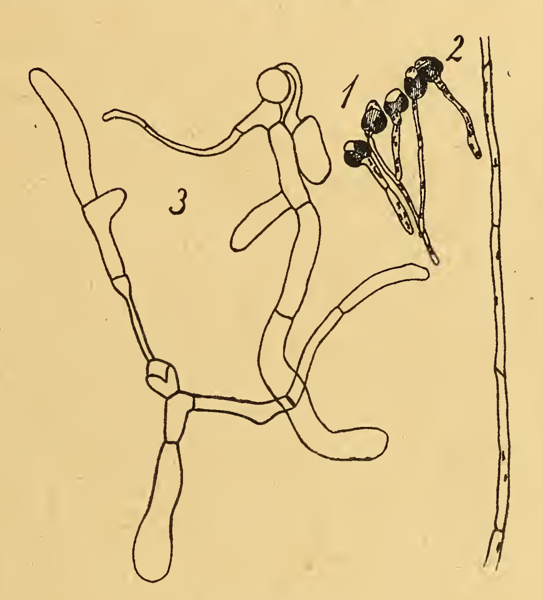


Fig. 3. *Funaria*.

1) $\frac{K_2CO_3}{\text{Holzessig}} > 1.25$ ‰ 5 Tage. 2) dasselbe 4 Wochen.

3) Knop 5 ‰ (nach 2 Wochen in $\frac{K_2CO_3}{\text{Holzessig}} > 25$ übertragen).

Gesamtkulturzeit 4 Wochen.

dingt ist und als weiterer Beweis für die Unabhängigkeit der Protonemadifferenzierung vom Lichte dienen mag.

Die Eingangs zitierte Chloronemadefinition Correns' enthält noch eine Einschiebung, nämlich „quergestellte Seitenwände“, im Gegensatz zu den schiefen des typischen Rhizoides. Auf dieses Kriterium kann ich mich nach meinen Befunden nicht stützen. Die Frage nach Grund und Entstehung dieser schiefgestellten Wände ist das Thema vieler Erörterungen geworden; ich erwähne nur Müller-Thurgaus Segmentierungstheorie, ihre Widerlegung

durch Goebels, Haberlandts und Giesenhagens Auffassungen. Schöne faßt seine Ansicht dahin susammen: Für Moose mit Zentralstrang bilden die Rhizoiden ein Organ der Nahrungszufuhr, welche Funktion zu den zentralstranglosen und Wassermoosen hin stetig sinkt und der mechanischen Platz macht. Die Schiefstellung der Wände soll mechanisch vorteilhaft gegen Zug sein, eine große Deformation des Plasmas verhindern und schließlich den Verdickungsleiten eine größere Ansatzfläche bieten.

Die in meinen Kulturen auftretenden Rhizoiden bestanden in vielen Fällen nur aus einer einzigen länglichen, schmalen Zelle. Die mehrzelligen Rhizoiden zeigten in manchen Fällen (vorwiegend jüngeren Kulturen) senkrechte Querwände, ohne daß jedoch schiefe fehlten — andre hatten vorwiegend schiefe, ohne daß senkrechte ganz vermißt wurden. Auch fehlte es nicht an Exemplaren, wo ein und dasselbe Rhizoid über ganz verschieden orientierte Wandstellungen verfügte, die miteinander abwechselten. Irgend welche Gesetzmäßigkeiten in dieser Mannigfaltigkeit festzustellen, ist mir nicht gelungen — umsomehr, als auch mitten im Chloronema sich hier und da schiefgestellte Querwände beobachten ließen.

Ich möchte hierbei noch einmal betonen, daß es sich nicht um pflänzchentragende Rhizoiden handelt, sondern nur um die in Protonemakulturen beobachteten.

III. Verschiedene Widerstandsfähigkeit einiger Spezies gegen hoch konzentrierte Nährlösungen.

Die bisher beschriebenen Versuche beziehen sich alle auf *Funaria*. Das Vorkommen dieses Mooses auf Abfallhaufen und Schuttplätzen hat ihm den Namen eines Ruderal- oder Nitrat-Mooses eingetragen. Auffallend ist seine Vorliebe für alte Feuerstätten (wem sind nicht schon diese förmlichen Reinkulturen auf Feuerplätzen im Walde aufgefallen!). Es liegt daher die Vermutung nahe, daß es gegen hohe Konzentrationen, vielleicht gegen einzelne Salze, besonders widerstandsfähig sei.

Es soll der Versuch gemacht werden, diese Sonderstellung der *Funaria* ernährungsphysiologisch nachzuprüfen. Im Folgenden wird sich zeigen, inwieweit sich auf dieser Basis eine Trennung von anderen Laubmoosen durchführen läßt. Die zu Parallelkulturen benützten Moose haben ihren Standort auf Waldboden, Wurzeln und Baumrinden (besonders *Tetraphis*), alles salzärmere Substrate, als die von *Funaria* bevorzugten. Aus diesem Grunde läßt sich eine geringere Widerstandsfähigkeit gegen hochkonzentrierte Nährsalzlösungen erwarten.

Die Versuchsanstellung ist die eingangs für *Funaria* beschriebene.

1. *Polytrichum juniperinum.*

Knop 1‰. Bildung von massenhaftem, schlankem Protonema, teilweise in Chloronema + Rhizoid differenziert.

Knop 5‰. Kein Rhizoid mehr. Zellen kürzer, etwas mehr Chlorophyll enthaltend.

Knop 10‰. Keimung stark verzögert, Zellen stark gedrungen, kurze Verzweigungen.

Knop 20‰. Schwächliche, wenigzellige Fäden.

Knop 30‰. Nur ganz geringer Prozentsatz zu 1—2 Zellen ausgekeimt, kränkliche Farbe.

2. *Ceratodon purpureum.*

Knop 1‰. Sehr lange, schlanke, verzweigte Fäden, viel Chlorophyll, Rhizoiden kaum.

Knop 10‰. Nicht immer verzweigte, schön grüne Fäden, deren Einzelzellen gedrungen sind.

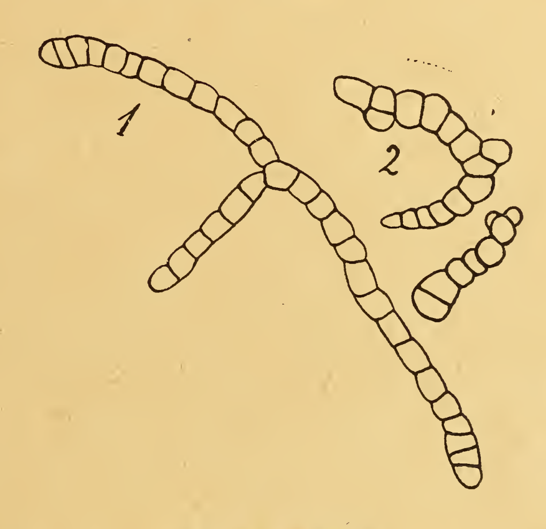


Fig. 4. *Ceratodon.*
1) Knop 20‰. 2) Knop 30‰.

Knop 20‰. Kräftige, sehr selten verzweigte, stark grüne Fäden, Zellen rund.

Knop 30‰. Einzelzellen sind Kugeln mit merkbarer Membran, sehr chlorophyllreich. Ganz kurze, unverzweigte Fäden.

Knop 40‰. Keine Keimung.

3. *Tetraphis pellucida.*

Schon 20‰ wirkt tödlich. (Vielleicht war mein nicht mehr frisches Material nicht ganz zuverlässig.)

4. *Bartramia pomiformis.*

Knop 20‰ wirkt tödlich.

5. *Brachythecium rutabulum.*

Knop 12‰. Massenhaft ziemlich schlankes, verzweigtes Chloronema.

Knop 25‰. Chloronema erst nach 2 Monaten verzweigt. Sehr viel Chlorophyll. Zellen gedrungen. Membran sichtbar.

Knop 30‰. Verzweigte Fäden aus stark grünen, sehr gedrungenen Zellen. Deutliche Schichtung der Membran.

Knop 40‰. Nur wenige Zellen gebildet. Membran deutlich.

Von diesen 5 als Vergleichsobjekten ausgewählten Moosen zeigen die 4 ersten geringere Widerstandskraft, als *Funaria*. Sie übertrifft sie um 20—10‰. Auch langsame Steigerungen, durch stufenweises Übertragen in höhere Konzentration bewirkt, veränderten die Verhältnisse bei *Polytrichum* nicht, während *Funaria* sehr gut darauf reagierte (siehe nächstes Kapitel). Schon bei 10‰

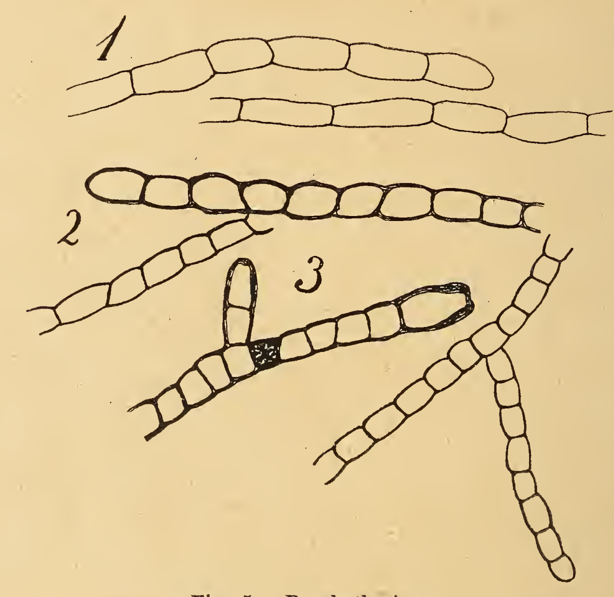


Fig. 5. *Brachythecium.*
1) Knop 12‰. 2) Knop 25‰ 2 Monate und 4 Monate.
3) Knop 30‰ 2 Monate und 4 Monate.

zeigt *Polytrichum* ungesundes Aussehen; die Wachstumshemmung geht hier nämlich nicht mit einer kräftigen Zunahme von Chlorophyll Hand in Hand, sondern die Farbe beginnt, ins Gelbe zu spielen.

Besonders instruktiv für die Erkenntnis der verschiedenen osmotischen Fähigkeiten von *Funaria* und *Polytrichum* war folgende Versuchsanordnung: Sporen wurden in einer Lösung von 1 Grammolekül Salpeter ausgesäet (das entspricht einer Konzentration von 100‰ und einem Druck von 37 Atmosphären). Der mikroskopische Befund der Sporen zeigte erst keine auffallende Veränderungen, auch machte das dicke *Funaria*-Exospor das Bild besonders undeutlich. Trotzdem ließ sich später des Öfteren eine

Loslösung des plasmatischen Belags von der Wand konstatieren, manchmal sogar eine deutliche Einstülpung als Zeichen eingetretener Plasmolyse. Die dünnhäutigeren *Polytrichum*-Sporen wiesen diese Erscheinung viel seltener auf. Es ist wahrscheinlich, daß erstere kaum Salze eindringen ließen, während letztere den Druck von außen durch reichliche Salpeteraufnahme ausglichen, ein Vorgang, der sich als sehr schädlich erwies.

Nach 2 Tagen wurden die Sporen in Knop'sche Lösungen von 5‰ und 10‰ übertragen.

Tabelle III.

Tag	*Polytrichum*		*Funaria*	
	5 ‰	10 ‰	5 ‰	10 ‰
12.	Einige Sporen etwas grün, keine Keimung	Einige wenige ergrünt und etwas gequollen	Keinerlei Keimung	Keine Keimung
18.	Alle ergrünten Sporen werden gelb	Gelblichwerden	Normale Keimung zu Chloronema u. Rhizoid	Einige normal ausgekeimt, der Rest farblose Sporen
26.	Alle Sporen gänzlich farblos. Geplatztes Exispor	Alles farblos, Inhalt geschrumpft	Massenhaft gesundes Protonema	Verzweigtes Protonema, jedoch beträchtlicher Teil abgestorben

Diese Gegenüberstellung beweist die Fähigkeit der *Funaria*-Sporen, große Drucke ohne inneren Schaden zu überdauern.

Dem im Experiment geschaffenen Wechsel der Substratkonzentration sind — wenn auch in weniger krasser Weise — alle Bewohner salzreicher Böden ausgesetzt. Nicht daran angepaßte Samen und Sporen — im oben Besprochenen *Polytrichum* — scheiden vom Wettbewerb aus. Es handelt sich freilich nicht nur um physikalische, sondern auch um chemische Faktoren, denn in gleicher Weise mit K_2CO_3 25‰ in 50‰ vorbehandelte *Funaria*-Sporen büßen jegliche Keimfähigkeit ein. Es ist hier nicht der osmotische Druck, sondern die Alkalizität, die tödlich wirkte; der Druck ist viel geringer, als bei den Salpeterversuchen.

Ceratodon steht *Funaria* näher, was seinem Vorkommen nach zu erwarten war. Auch die Art der Formveränderung erinnert an *Funaria*. *Ceratodon* hat schon normal ziemlich gedrungene chlorophyllreiche Zellen, die auch am häufigsten von allen beobachteten zur Bildung von Längswänden schreiten. Man kann es daher zu jenen Formen rechnen, die den Übergang zur thallösen Gestaltung einiger Laubmoosvorkeime bilden.

Von *Tetraphis* machte ich außer den Sporen Aussaaten von Brutkörperchen, die an der Spitze des beblätterten Sprosses an kurzen Stielen in Brutbechern abgeschnürt werden. Es ist auffallend, wieviel häufiger dieser Verbreitungsmodus sich findet, als die Bildung der Sporogone. Bei den Kulturen zeigte sich, daß die Brutknospen bis zu 30⁰/₀₀ Protonema austrieben, wenn es auch in dieser letzten Konzentration nur geringe Größe erreichte. Die Abbildung zeigt deutlich die verschiedene Gestalt der Fäden. Diese größere Widerstandsfähigkeit der Brutkörper läß. das Vorherrschen der vegetativen Vermehrung gegenüber der we-

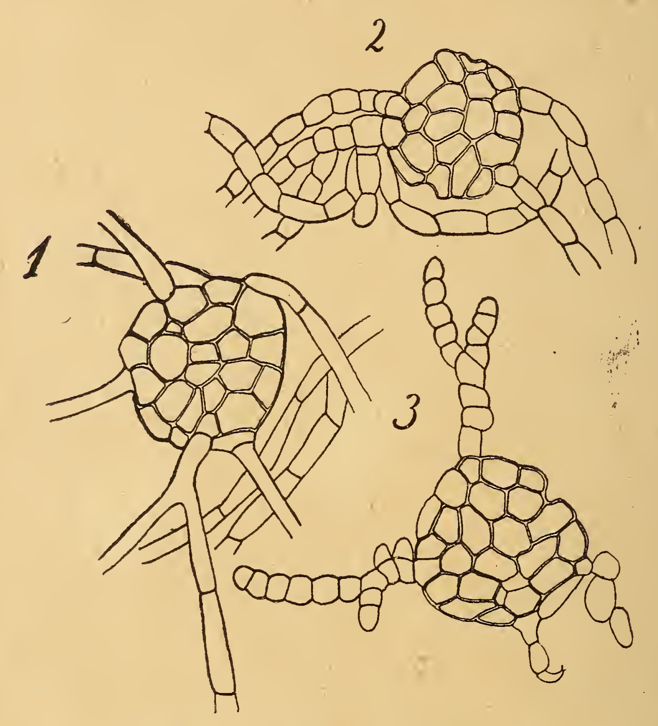


Fig. 6. Brutknospen von *Tetraphis*.
1) Knop 10 ⁰/₀₀. 2) Knop 20 ⁰/₀₀. 3) Knop 30 ⁰/₀₀.

niger befähigten, sexuell erzeugten Sporen zweckmäßig erscheinen Die reservestoffreichen Zellkörper sind den Sporen osmotisch überlegen. Das verschiedene physiologische Verhalten des aus Sporen und des aus Brutkörpern entstandenen Protonemas wäre (wenn auch in andrer Hinsicht) eine Parallele zur inneren Differenzierung zwischen dem blattbürtigen und dem sporenbürtigen Vorkeim, wie Klebs und Göbel es in Bezug auf die Schnelligkeit des Auftretens von Moospflanzen geschildert haben.

Brachythecium überraschte durch seine Widerstandsfähigkeit, die *Funaria* sogar übertraf. (Genaueres darüber im nächsten Ab-

schnitt.) Sein gewöhnlicher Standort auf dem Waldboden hätte eine derartige Polyphagie nicht vermuten lassen. Der weiteren Verbreitung dieses Mooses müssen andre Faktoren entgegenstehen. Vielleicht ist es die Eigenschaft seiner Sporen, auch innerhalb der Kapsel sehr rasch auszutrocknen und die Keimfähigkeit zu verlieren. Es fiel mir auf, daß nur ganz frische Sporogone keimfähiges Material liefern, während *Funaria* auch in dieser Hinsicht sehr unempfindlich ist.

IV. Einflus der Konzentration auf das Auftreten von Brutorganen.

Die Vermehrung der Laubmoose ist eine sehr mannigfaltige. Neben den Sporen spielen die vielen vegetativen Fortpflanzungsformen fast ausschließlich des Gametophyten eine große Rolle. Sie finden sich sowohl am Protonema, als am beblätterten Stämmchen in den verschiedensten Abstufungen vom einfach in Einzelzellen zerfallenden Protonemafaden bis zu den hochentwickelten Brutkörpern der Sproßscheitel. Nicht alle Moose neigen gleich stark zu dieser Propagation, so ist z. B. die Vermehrung durch abbrechende Teilstücke des Stämmchens selbst und deren Regeneration auf wenige Arten, z. B. *Phascum*, beschränkt.

Eine genaue und umfassende Darstellung dieser Dinge findet sich im Correns'schen früher zitiertem Buche. Hier soll die Bildung von Brutorganen, wie ich sie ganz allgemein nennen will, nur insoweit berücksichtigt werden, als sie mit einer gewissen Gesetzmäßigkeit in Gestalt und Auftreten am Protonema mit dem Wechsel der Ernährungs- und osmotischen Bedingungen zusammenhängt. Das Verhalten der Moospflänzchen wird später für sich abgehandelt werden. Wie schon lange festgestellt, sind die Protonemen der einzelnen Gattungen und Spezies sehr verschieden plastisch. Auch bei meinen Versuchen blieb *Polytrichum* unbeeinflußbar, während *Funaria* und *Brachythecium* lebhaft reagierten.

Ich will zuerst die 2 Arten der auftretenden Brutorgane, dann die äußeren Umstände, unter denen sie auftreten, schildern.

Typen der Protonema-Vermehrung.

1. Zerfallen des Chloronemas mit Hilfe von Trennzellen.

Unter Trennzellen versteht man kern- und plasmaführende, fast ganz chlorophyllose Zellen, die, in Protonemafäden eingeschaltet, durch ihr Loslösen oder Zerfallen die grünen Zellen von einander trennen und so Aufteilen des Fadens bewirken.

Über ihre Entstehung und ihre Auflösung habe ich folgende Anschauung gewonnen: das Chlorophyll der Mutterzelle zieht sich etwas von der Querwand zurück, dann erfolgt die Bildung einer neuen. Die Membran der Außenwand unterscheidet sich nicht von der gewöhnlichen; der neuen, sehr schmal angelegten Zelle eignet

ein im Plasma eingebetteter Kern, der bei dem Fehlen von Chromatophoren sehr leicht sichtbar ist. Ob es sich um mitotische Kernteilung handelt, weiß ich nicht, doch ist eher anzunehmen, daß dieser schnell vergänglichen Zelle ein Teil des alten Kerns amitotisch zugewiesen wird. Es setzt nun ein ziemlich bedeutendes Wachstum der Trennzelle ein, das sich bei Deckglaskulturen deutlich verfolgen läßt. Es ist mir nicht gelungen, die Längswände der Tmeme schon in jugendlichem Stadium zweischichtig zu sehen, doch muß man annehmen, daß sehr früh schon eine Differenzierung in eine ganz feine, äußere, unelastische und eine innere, quellbare Membran vorliegt. Nach kurzer Zeit reißt nämlich die äußere Schicht durch (eine vorgebildete Rißlinie läßt sich nicht erkennen), weil sie dem Wachstum nicht mehr zu folgen vermag; an der Nachbarzelle sind die hängen gebliebenen Membranstücke deutlich sichtbar. Die innere

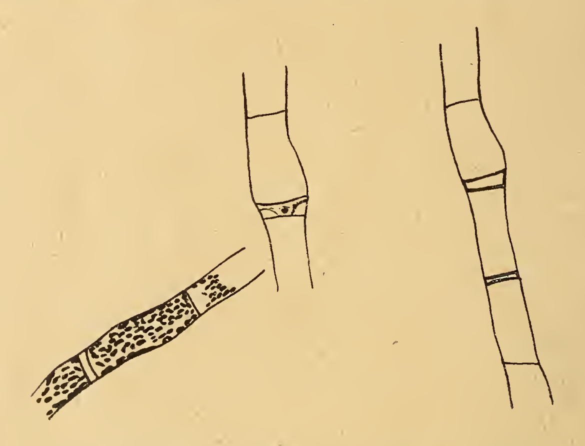


Fig. 7. *Funaria,* Trennzellen. Jüngstes Stadium.

Schicht dagegen beginnt zu verquellen. Am deutlichsten treten Breite und Schichtung hervor, wenn man mit Chlorzinkjod färbt.

In diesen älteren, etwas deformierten Trennzellen sieht der plasmatische Inhalt meist in Farbe und Struktur lebensunfähig aus. In manchen Kulturen konnte ich beobachten, wie die Seitenwände der Trennzelle immer unbestimmter wurden und schließlich ganz verschwinden. Die grünen ursprünglichen Nachbarzellen sind völlig getrennt und tragen nur die Membranrestchen der Tmeme. Häufiger aber bleibt die Trennzelle im Zusammenhang mit einer der beiden Nachbarn. (Einen Unterschied zwischen Brut- und Trägerzelle möchte ich nicht machen.) Sie bleibt als lebloser Anhang erhalten, der nicht mehr von Neuem auswachsen kann.

Nach Correns' Nomenklatur liegt ein rhexolyter Modus vor, und zwar mittels Brachytmemen, wie er die interkalar gebildeten Trennzellen nennt.

2. Aufteilung des Chloronemas durch Schizolyse. Typische Brutzellen.

Die oben geschilderten Tmemen zerlegen normal gestaltetes Protonema und die freigewordenen Fadenstücke — fast nie Einzelzellen — unterscheiden sich nicht von den ursprünglichen. Diesem Typ stelle ich den der eigentlichen Brutzellen gegenüber, die in Form, Farbe und Art der Lostrennung von dem erst geschilderten abweichen. Die Brutzellen sind groß, rundlich bis kugelig gebaut, treten einzeln sowohl, als zu mehreren auf und verfügen über massenhaft tiefdunkles Chlorophyll, viel Stärke und eine kräftige, meist deutlich geschichtete Membran. Die Ablösung erfolgt schizolyt, d. i. ohne Mithilfe einer eigenen Zelle spaltet sich die Membran der zwei betreffenden Nachbarzellen.

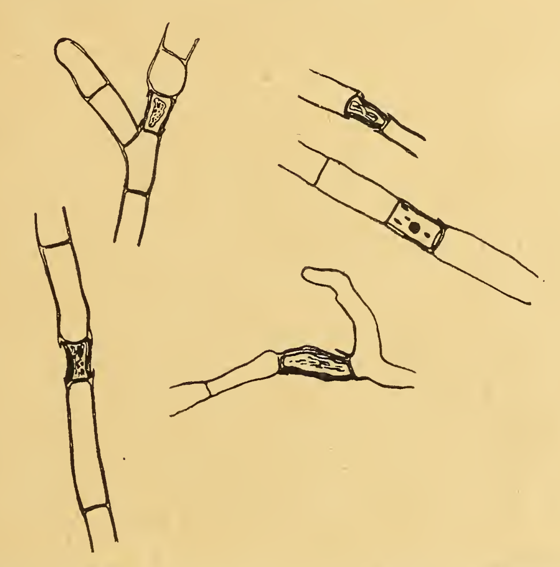


Fig. 8. *Funaria*, Trennzellen. Verquellen der Membran.

Der Unterschied in Form und Inhalt, der zwischen normalen Chloronemazellen und den eben geschilderten besteht, befähigt die Brutzellen, ungünstige Lebensbedingungen zu überdauern. Verfüfügen sie ja über Reservestoffe im Innern und eine kräftige äußere Hülle.

B. Äußere Bedingungen, unter denen sie auftreten.

Der besseren Übersicht halber stelle ich die Resultate der zur Lösung dieser Frage angesetzten Versuche in gedrängter Form ihrer Beschreibung voran:

1. Trennzellen werden gebildet, wenn durch eine Periode raschen, kräftigen Wachstums die Nährstoffe verbraucht sind und Erschöpfung der Energie eintritt.

2. Das Auftreten typischer Brutzellen ist an hohe Konzentrationen geknüpft.

Zu 1. Ich konnte Trennzellen bei folgenden *Funaria*-Kulturen beobachten: Massenhaft in Knop $1^0/_{00}$ nach 26 Wochen der Höhepunkt; Knop $5^0/_{00}$ nach 17 Wochen die ersten, später viel mehr; Knop $8^0/_{00}$ selbst nach 28 Wochen nicht sehr viele; $\genfrac{}{}{0pt}{}{\text{Knop}}{KNO_3} > 10^0/_{00}$ nach 26 Wochen mehr, als in der vorhergehenden; Knop $20^0/_{00}$ nach 33 Wochen einige wenige. Höhere Konzentrationen brachten nie Trennzellen. Andererseits ließ sich bei den in Tabelle IV gebuchten Übertragungen in niedere Konzentrationen niemals eine Trennzelle finden.

Vergleicht man diesen Befund mit den Hungerkulturen von Tabelle II, die über Rhizoidbildung aufklärt, so läßt sich eine in-

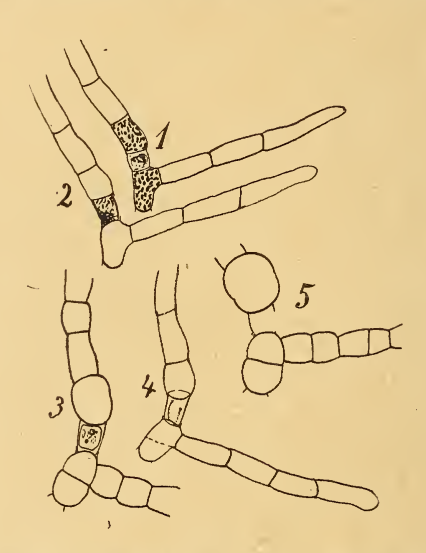


Fig. 9. *Funaria*, Deckglaskultur, durch 9 12 Tage beobachtet.

teressante Scheidung zwischen den Trennzellen oder Rhizoid fördernden Umständen machen (so sehr diese auf den ersten Blick zu fehlen scheint!). Wir sehen, daß dem Aufteilen des gesamten Protonemas durch Trennzellen stets eine Zeit des kräftigsten Wachstums vorausgeht — immer finden sie sich an reich verzweigten Chloronemafäden. Die Differenzierung in Chloronema und Rhizoid dagegen hat sich als abhängig von niederen Drucken und weiterhin direktem Nährstoffmangel erwiesen, ohne daß eine, durch starkes vorhergegangenes Wachstum geschaffene innere Disposition der Zellen nötig wäre. Das Auftreten der Trennzellen in Knop $20^0/_{00}$ zeigt ihre den Rhizoiden überlegenen osmotischen Anpassungsfähigkeiten.

Zu 2. Bildung und Auskeimen der Brutzellen läßt sich am

besten an den Übertragungskulturen studieren. Ich lasse eine Zusammenstellung folgen: Die Konzentrationsveränderungen gehen in zwei Richtungen, Steigerung und Abnahme. Die Protonemen wurden ihnen sowohl sprungweise, als in langsamer Gewöhnung ausgesetzt. Wie vorauszusehen, ließ sich auf letzterem Wege Anpassung an höhere Drucke erreichen.

Tabelle IV führt in der ersten Reihe die erstangewandte Konzentration Knop'scher Nährlösung, in der zweiten den Zeitpunkt, nachdem die Sporen, respektive Protonemen in die in Reihe IV bezeichnete Konzentration übertragen wurden Reihe III und V geben eine kurze Beschreibung der auftretenden Form. Reihe VI zeigt die Differenz der angewandten Salzprozente — handelt es sich um Verminderung des Gehaltes, führt die Zahl ein Minuszeichen.

Tabelle IV.

1. Konz. ‰	Dauer in Wochen	Form	2. Konz. ‰	Form	Konzentr. Differenz
1	9	Verzweigtes, sehr schlankes Chloronema und Rhizoid. Oft Trennzellen.	20	Rhizoiden verschwinden, die stark wachsenden Endzellen stechen durch ihre gedrungene Form von den alten Zellen deutlich ab.	19
1	9	„	10	Rhizoiden verschwinden, keine neuen Trennzellen beobachtet. Protonema dicker und zellreicher.	9
2	5	Schlankes, verzweigtes Chloronema, öfters Rhizoiden. Schönes helles Chlorophyll.	5	Rhizoiden bleiben. Zellform unverändert. Zunahme von Chlorophyll.	3
2	5	„	10	Rhizoiden im Abnehmen. Die neuen Endzellen viel chlorophyllreicher.	8
2	5	„	20	Rhizoiden sämtlich ergrünt und zu gedrungenen Chloronema auswachsend. Alle neugebildeten Fäden deutlich dunkler grün und stark gedrungen.	18
2	5	„	30	Die meisten Fäden plasmolysiert. Einzelstücke in kugliger Zellform erhalten.	28
2	5	„	40	Alles plasmolysiert. Stirbt ab.	38
5	9	Langfädiges, sehr schlankes Chloronema und Rhizoid. Helles Chlorophyll. *)	20	Keine Rhizoiden. Reich verzweigtes, leicht gedrungenes Protonema.	15
5	10	„	30	Größter Teil stirbt ab.	25

1. Konz. ‰	Dauer in Wochen	Form	2. Konz. ‰	Form	Konzentr.-Differenz
5	4	Sehr viele Rhizoiden, daneben kräftiges Protonema. **)	30	Alle Zellen kräftig ergrünt. Die neuangelegten bilden dicke Zellreihen; oft innerhalb zweier Querwände direkter Übergang zu gedrungener Gestalt.	25
5	4	„ **)	40	Schon nach 3 Tagen sind alle Zellen plasmolytisch getötet.	35
10	12	Sehr schlanke, chlorophyllarme Fäden. ***)	5	Keine auffallenden Veränderungen.	— 5
10	9	„	20	An einzelnen Stellen Abrundung der Zellen.	10
10	9	„	30	Kümmerliche, meist absterbende Fäden.	20
20	2	3—4 zellige Chloronemenafäden aus kurzen Zellen bestehend.	25	Kräftige Weiterentwicklung. Innerhalb des verzweigten Chloronemas fallen dunklere Brutzellen durch ihre stark gedrungene Form auf. Öfters sowohl im Verbande als losgelöst ausgekeimt.	5
20	2	„	30	Verzweigte, wenn auch kürzere Fäden als in der vorhergehenden Übertragung. Sehr häufiges Auftreten kugliger Brutzellen. Auskeimen nicht beobachtet.	10
20	9	Chlorophyllarmes Protonema. Keine Rhizoiden. ****)	30	Größtenteils plasmolysiert.	10
20	9	„	40	Alles abgestorben.	20
30	8	Häufig einseitige Verzweiguug des kräftigen Chloronemas. †)	40	Kurze Fäden, sehr chlorophyllreich. Hie und da Bildung von Längswänden. Häufiges Zerfallen in dickwandige Brutzellen.	10
30	2	Kurze Fäden aus stark gedrungenen Zellen.	40	Oft isodiametrische Zellen mit deutlich geschichteter, quellbarer Membran. Hie und da Längswände, also ganz primitive Brutscheiben. ††)	10
30	10	Einzelzellen voll Chlorophyll mit sichtbarer Membran. Noch nicht ausgekeimt.	10	Hie und da Auskeimen zu schlanken, hellen Fäden.	—20

1. Konz. ‰	Dauer in Wochen	Form	2. Konz. ‰	Form	Konzentr.-Differenz
30	10	Einzelzellen voll Chlorophyll mit sichtbarer Membran. Noch nicht ausgekeimt.	5	Ziemlich regelmäßiges Auskeimen zu sehr schlankem, verzweigtem, chlorophyllarmem, in Rhizoid + Chloronema differenziertem Protonema.	—25
35	25	Kurze unverzweigte Fäden. Zellen dickwandig, dunkelgrün kugelig = Brutzellen.	10	Sofortiges Auskeimen der Brutzellen zu sehr schlankem, verzweigtem, hellem Chloronema. Ähnelt dem direkt in 1 ‰ ausgesäten.	—25
35	25	"	20	Kräftiges Protonema, das die Brutzellen zum Teil noch unausgekeimt enthält.	—15
35	25	"	5	Brutzellen werden dünnwandig, weiter und dadurch heller. Ihnen entwachsen schlanke Chlorienema- und Rhizoidfäden.	—30
20	8	Schönes, dunkles, gedrungenes Chleronema.	40	Großer Teil plasmolysiert. Der Rest besteht aus einzelnen dickwandigen Kugelzellen.	20
20	9	"	30	Wachstum verlangsamt. Zellen kürzer, oft typische Kugelzellbildung.	10
30	2	Unverzweigte, kurze Fäden kurzer Zellen.	35	Keine Verzweigung, doch kräftige Chloronemastücke. Lauter Kugelzellen, oft voneinander gelöst.	15

*) Kommt aus 30 ‰, daher viel schlanker als direkte Aussaaten.

**) Aus $\frac{K_2CO_3}{\text{Holzessig}}$ > 1.25 ‰. Die überlangen Hungerrhizoiden noch vorhanden.

***) Aus Knop 35 ‰, Zellen viel länglicher als bei direkter Saat in 10 ‰.

****) Aus Knop 1 ‰ stammend, hat die Übertragung in 20 ‰ schlecht vertragen.

†) Kommt aus 35 ‰ Knop und ist in 30 ‰ aus den erstgebildeten Brutzellen ausgekeime.

††) Vergleiche die Abbildung. Auffallend sind die zarten Längswände. Die Kultur stellt den einzigen Fall dar, in dem es mir gelang, die Bildung von kleinen Zellscheiben aus dem Protonemafaden zu induzieren.

Es ergibt sich somit (als Auszug der Tabelle) folgendes Verhalten der *Funaria:*

1. Konzentrationen, die bei direkter Sporenaussaat das Wachstum des Protonemas ganz verhindern oder stark schädigen, büßen diesen Einfluß ein, wenn sie erst durch Steigerung des anfänglich geringeren Gehalts erreicht werden.

2. Die Steigerung bei Übertragungen hat den direkten Aussaaten analogen Einfluß; sie läßt Rhizoiden verschwinden, sistiert die Bildung von Trennzellen, bringt langsameres Wachstum und damit gedrungene Zellform und Chlorophyllreichtum mit sich, läßt die Membranen sichtbarer werden und bedingt schließlich die schizolyte Abtrennung von Brutzellen.

3. Abnahme der Konzentration wirkt im entgegengesetztem Sinne. Nur für das Auftreten von Trennzellen gilt die vorhin gemachte Ausnahme. Statt der Bildung von Brutzellen keimen die übertragenen aus.

Die schon erwähnte Relativität der osmotischen Wirkungen findet ihre beste Illustration, wenn man 2 Protonemen gleicher Lösung vergleicht, die verschiedene Vorgeschichte haben, z. B.

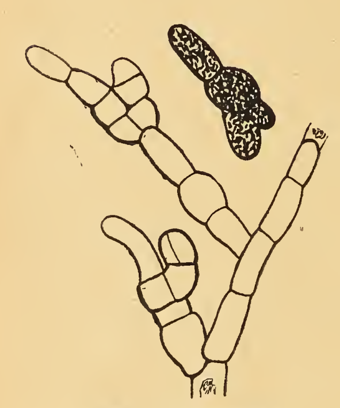


Fig. 10. *Funaria.*
Knop 40 ‰ (aus 30 ‰ übertragen)
4 Monate Kultur.

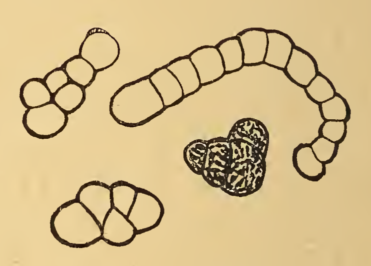


Fig. 11. *Funaria.*
Knop 40 ‰, 3 Monate Kultur
(aus 30 ‰ übertragen).

Knop 10‰, aus 35‰ übertragen, sieht mit den langen, dünnen, chlorophyllarmen Fäden den Produkten der schnellwachsenden 1‰—5‰ Kulturen ähnlich. Aus 2‰ übertragen, tritt deutlich Wachstumshemmung auf, und die langsam neugebildeten Zellen sind auffallend gedrungen und chlorophyllreich.

Dies zeigt, daß ein gewisser Ausgleich zwischen Zell-Turgor und dem Druck des Mediums eintritt, ein Gleichgewicht, das durch plötzliche Konzentrationsänderung gestört wird. Das Protonema mit hohem osmotischem Druck reißt aus den 10‰ soviel Wasser heraus, wie ein normales es nur einer ganz nieder konzentrierten Lösung entnehmen könnte. Umgekehrt muß die osmotisch schwache Zelle im höher konzentrierten Substrat erst nach und nach Stoffe bilden oder aufnehmen, die ein Wachstum unter dem hohen Außendruck ermöglicht.

4. Das Auftreten typischer Brutzellen ist an hohe Konzentrationen geknüpft.

5. Die Fähigkeit des Protonemas, große, plötzlich auftretende Konzentrationsdifferenzen zu ertragen, ist auffallend.

Ganz unbeschränkt scheint sie bei Abnahme des Druckes zu sein. Als extremstes Beispiel: 40‰ Knop, direkt in Wasser übertragen. Die Brutzellen platzten nicht, wie ich erwartet hatte, sondern begannen, in beträchtlichem Prozentsatz auszukeimen. Eine engere Grenze ist der Salz-Steigerung gezogen. Die größte, ohne Schädigung ertragene Schwankung betrug 25‰, was einem Druckzuwachs von ungefähr 7.7 Atmosphären entspricht. Eine Leistung des Protonemas, die unter Umständen eine wirksame Waffe im Kampf ums Dasein bedeuten kann.

Übertragungen von *Polytrichum* und *Ceratodon* wurden nur in kleinem Maßstabe angesetzt. Es genügt, zu bemerken, daß *Ceratodon* zwischen die beiden andern zu stehen kommt. *Polytrichum* ist gegen jegliche Änderung sehr empfindlich und reagierte schon auf Übertragung von 5‰—20‰ mit baldigem Absterben.

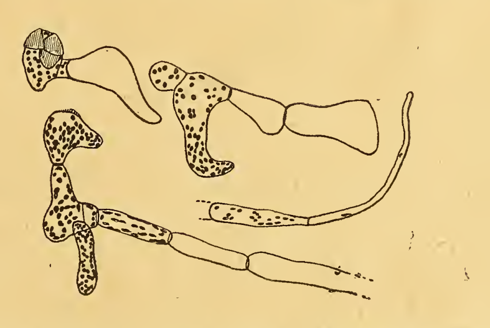


Fig. 12. *Funaria*, Knop 5 ‰ (10 Tage), übertragen aus 35 ‰.

Zum Schluß dieses Kapitels will ich die Brutorgane von *Brachythecium rutabulum* genauer schildern.

Während sich in den ersten Wochen der Kultur der Einfluß des Mediums nur in der geometrischen Form der Einzelzellen und ihrem Chlorophyllgehalt ausdrückt (Fig. 5), spielt von 2—3 Monaten aufwärts die Membran eine wichtige Rolle.

Schon bei 25‰ Knop ist sie viel dicker, als bei *Funaria*, und von 30‰ an tritt Kappenbildung an den Endzellen der Fäden auf (Fig. 5). In 40‰ nimmt diese Bildung noch an Mächtigkeit und Häufigkeit des Auftretens zu, ist nicht mehr auf die jeweilige Scheitelzelle beschränkt, sondern erstreckt sich auch auf andre, die dann nicht selten ihrer Form nach Initialen von Seitentrieben sind (Fig. 13, 14). Die deutlich geschichtete Membran besteht nur aus Zellulose, der Zellinhalt ist höchst stärke- und chlorophyllreich.

Was nun das Auskeimen dieser Brutzellen anlangt, so ist zu bemerken, daß es meist aus dem zusammenhängenden Faden erfolgt; erst nach teilweiser Verwendung der Reservestoffe durch das junge Protonema tritt das Zerfallen des alten Fadens durch

Schizolyse ein. (Manchmal auch durch Absterben einiger unverdickter Zellen.) Seltener finden sich die Brutzellen einzeln in Kugelgestalt.

Durch Übertragen in niedere Konzentrationen erfolgt das Auskeimen mit auffallender Geschwindigkeit. Die dicken Membranen werden ausgedehnt und dadurch schmal gezogen, weil die Zell-Lumina, infolge der starken Wasseraufnahme, bedeutend anschwellen. Ob eine gleichzeitige Resorption der Zellulose auf enzymatischem Wege statthat, muß ich dahingestellt sein lassen. Die neuauskeimende Zelle wird in ihrem Basalteil von der alten Membran begleitet, die im weiteren Verlaufe gesprengt wird. Fig. 15 zeigt besonders deutlich die abgerissenen Enden. In seltenen Fällen ließ sich ein völliges Abschälen und Abfallen der dicken Brutzellenhaut beobachten; Regel ist der erstbeschriebene Modus.

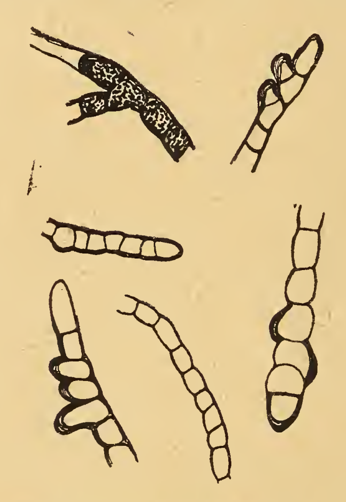


Fig. 13. *Brachythecium*, Knop 40 ‰ (aus 25 ‰ und 30 ‰ übertragen).

Fig. 14 zeigt einen aus Knop 25‰ in 40‰ übertragenen Faden, dessen Zellen sämtlich Kappenbildung aufweisen. In Leitungswasser gebracht, ging sofort die beschriebene Veränderung vor sich. Die Zeichnungen (vgl. Fig. 16) wurden nur wenige Stunden nach einander gemacht. Verglichen mit einer Übertragung in Knop 5‰, hatte die Wasserkultur nur kurze Lebensdauer; sie hielt sich nicht viel länger, als der Vorrat an Reservestoffen der Brutzellen reichte, wie mit Jodkalium-Reaktion nachgewiesen wurde.

Fig. 15 zeigt das Auskeimen der Brutzellen durch Übertragen in frische, gleichkonzentrierte Lösung. Nach wenigen Tagen schloß das Wachstum neuerdings mit Bildung von Membrankappen ab.

Die bei *Brochythecium* so schön entwickelten, dickwandigen Brutzellen weisen große Ähnlichkeit mit den Palmellen-Formen vieler Algen auf. Livingston gibt für *Stigeoclonium* das Auftreten

der Faden- und Palmellenform — als direkt abhängig vom Fallen und Steigen des osmotischen Druckes des Mediums an — eine genaue Parallele zu meinen Angaben. Raciborski tut bei seinen Versuchen mit *Basidiobolus ranarum* auch solcher „Palmellenformen" Erwähnung. Er erhielt sie durch Anwendung hohen, osmo-

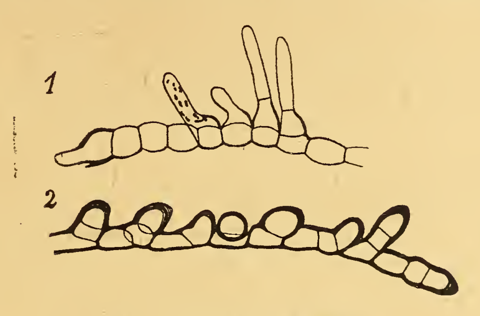


Fig. 14. *Brachythecium.*
1. Wasser (aus 40 ‰ übertragen). 2. Knoop 40 ‰ (aus 25 ‰ übertragen).

tischen Druckes, z. B. 60‰ Na Cl, 110‰ KNO_3, 200‰ Glycerin etc. Allerdings gelang es auch durch speziell chemische Einflüsse, ähnliche Gestalt zu induzieren. Ähnliches hat Ritter für die Bil dung von Riesenzellen bei Mucorineen gefunden.

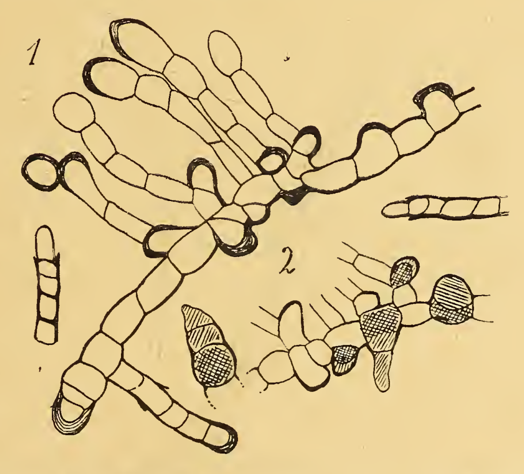


Fig. 15. *Brachythecium.* 1. Knoop 40 ‰ (frische Lösung).
2. Auswachsen desselben Fadens im Wasser.

Das Verhältnis zwischen *Funaria* und *Brachythecium* verschob sich bei den Übertragungen noch mehr zugunsten des letzteren — auch hielten sich die meisten Kulturen besonders lange, z. B. eine Übertragung in 40‰ volle 3 Monate.

Längsteilungen in *Brachythecium*-Protonema habe ich niemals gesehen, so sehr ich danach suchte. Servettaz gibt nämlich für

diese Spezies ein „massif cellulaire“ an. Diese Angabe wäre dahin zu berichtigen, daß solche thallöse Vorkeime auftreten können, nicht aber die Regel sind.

Plasmolytische Versuche zeigten, daß der Druck innerhalb

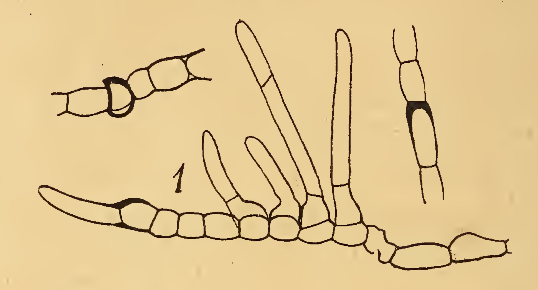


Fig. 16. *Brachythecium.*
Aus Knoop 40 ‰ in Wasser übertragen. 1) einen Tag später als Fig. 14.

der Palmellen (in Knop 40‰) eine Höhe von 0,9—1 Mol KNO_3 erreichte. Unverdickte Zellen derselben Kultur wiesen schwächere Drucke auf. Diese Differenz stimmt mit der physiologischen Auffassung der Palmellen überein.



Fig. 16a. *Brachythecium.*
Knoop 5 ‰ (aus 40 ‰), 1 Woche in Kultur.

Mit den auf Seite 334 gegebenen Resultaten der Phanerogamen verglichen, stellt sich der Überdruck des Zellsafts über den des Mediums beim Protonema als bedeutend geringer heraus.

V. Einige Versuche zur Erklärung des Vorkommens von Funaria auf Brandstätten.

Eingangs wurde an das häufige Auftreten von *Funaria* auf Feuerstellen erinnert. Der Versuch lag nahe, diese Erfahrungstatsache experimentell in ihren Zusammenhängen aufzudecken. Nachdem die Widerstandsfähigkeit dieses Mooses gegen hohe osmotische Drucke festgestellt ist, müssen die chemischen Verhältnisse seines Standortes geprüft werden.

Überlegt man sich den Vorgang bei der Verbrennung eines Holzstoßes, so ist es klar, daß einesteils die Produkte der vollständigen Verbrennung an der Luft, andererseits aber diejenigen der trockenen Destillation des Holzes entstehen müssen, weil die unteren Schichten ohne Sauerstoffzutritt nur langsam vergasen können. Aus der Menge der gebildeten Stoffe hebe ich die wichtigsten heraus:

Von den Holzgasen (CO_2, CO und Kohlenwasserstoffen verschiedener Konstitution) kann ich absehen, da sie sich sofort verflüchtigen.

Neben dem festen Rückstand der Holzkohle und den Aschenbestandteilen, die Pottasche und andere Salze aus dem Holzkörper enthalten und 24 Proz. des ganzen Gewichtes ausmachen, treten als typische Stoffe Holzessig und Holzteer auf. Rohholzessig, durch Klärung vom Teer befreit, hat stark empyrematischen Geruch; seine Hauptbestandteile sind: Essigsäure und viele andere Fettsäuren, Methylalkohol (Holzgeist), Aceton, Aldehyde etc. Der Holzteer enthält außerdem cyklische Kohlenwasserstoffe (Benzol, Toluol usw.) und Kreosot, welch letzteres aus Phenol, Guajacol und Kresol zusammengesetzt ist.

Eine frische Feuerstelle zeigt unter angekohlten Holzstücken eine mehrere Zentimeter dicke, helle Schicht. Sie ist sehr porös und besteht nach der sehr starken, alkalischen Reaktion und heftigem Aufbrausen mit Salzsäure größtenteils aus Pottasche. Darunter findet sich eine sehr locker gefügte Lage, deren Bestandteile (Aschenblättchen, Erde, Steine, Gräser etc.) weniger alkalisch sind und sehr stark brenzelig riechen; sie sind mit Holzessig und Teer imprägniert.

Im Gegensatz zu gewöhnlichem Waldboden (das gleiche Quantum der beiden Erde wurde mit gleich viel dest. Wasser ausgelaugt), ist die alkalische Reaktion noch $^1/_2$ Jahr nach dem Brande sehr deutlich. Das Eindampfen ergab deutlichen Rückstand von Carbonat — wenn auch nicht der gesamte Mehrgehalt an nicht flüchtiger Substanz darauf zu schieben ist. Jedenfalls ist die tatsächlich auf Brandstellen herrschende Konzentrationssteigerung durch den deutlichen Rückstand bewiesen. Sehr wichtig ist die Löslichkeit der oben genannten Substanzen, die Schnelligkeit, mit der sie vom Regenwasser ausgelaugt werden.

Das scheint recht langsam vor sich zu gehen. Ein Anfang Januar abgebrannter Holzhaufen zeigte 4 Monate lang, trotz starken Regens und Schneefalls, starke alkalische Reaktion, nach 6 Monaten noch ganz leichte Blaufärbung von Lakmus. Der empyrematische Geruch ist kaum mehr wahrnehmbar — in den oberen Schichten fehlt er gänzlich. Dagegen gaben alte, im Walde aufgefundene Brandstellen, die mit *Funaria* bewachsen waren, nur mehr neutrale Reaktion. Gleich nach dem Abbrennen säte ich auf die erwähnte Stelle *Funaria* und *Polytrichum,* ohne durch Monate eine Veränderung bemerken zu können. (Nur die erste Zeit ließ sich das durch die Winterkälte erklären.) Erst nach 5 Monaten trat *Funaria*-Protonema auf, das auch bald zur Pflänzchenbildung überging. *Polytrichum* keimte nicht. Dieser Vorgang veranlaßte mich, Kulturen in Pottasche anzusetzen. Ich hatte erwartet, daß die Alkalizität *Funaria* viel weniger schädigen werde, als andere Moose. Doch gaben die Lösungen von Pottasche 0,5‰, 1‰, 5‰, 10‰, die nebeneinander mit Sporen von *Funaria, Polytrichum, Mniun, Ceratodon* beschickt wurden, nicht den erwarteten Erfolg. 5 und 10‰ gestatteten zwar das Wachstum einiger schwächlicher Rhizoiden bei *Funaria* und *Ceratodon*, während die anderen beiden gar nicht keimten. Doch zeigte eine Übertragung in gleichkonzentrierten Knop nach 2 Wochen, daß sie ihre Lebensfähigkeit eingebüßt haben. 0,5 und 1‰ ließen bei allen Wachstum zu; es entstand schlankes, recht gelbliches Protonema, unregelmäßige Rhizoidformen. Die Kulturen blieben viele Monate am Leben, ohne ein ernstliches Besserwerden bemerken zu lassen. Auch Übertragungen förderten bei allen nur Kümmerformen zu Tage.

Die geringere Empfindlichkeit der *Funaria* gegen Alkali hat sich durch diese Versuche nicht beweisen lassen. Doch zweifle ich nicht, daß Kulturen mit viel vorsichtiger angewandter Alkalizität und gleichzeitiger Anwesenheit von anderen normalen Nährstoffen zum Ziele führen. Eine quantitative Analyse des von *Funaria* besiedelten Aschenbodens müßte die Salzprozente bestimmen. Ich mußte mich aus Zeitmangel mit den obigen Versuchen begnügen.

Auffallende Unterschiede im Verhalten von *Fnnaria* und *Polytrichum* gelang es mir, in Lösungen der organischen Produkte trockener Destillation des Holzes zu konstatieren. Es handelt sich um Holzessig, Kreosot und Guajocol mit oder ohne Zusatz von Knop'scher Nährlösung. Guajagol lag in Kristallform vor. Der Gehalt von Kreosot und Holzessig muß sich durch die flüssige Form etwas verschieben.

Tabelle V.

Funaria					*Polytrichum*			
Verhalten	2. Nährlösung	Aufenthalt	Keimung	1. Nährlösung	Keimung	Aufenthalt	2. Nährlösung	Verhalten
	Knop ‰	Woch.		in ‰		Wochen	Knop ‰	
			nichts	1. Kreosot, Holzessig, K_2CO_3 > 1.5	nichts			
			"	2. Kreosot, Knop > 0.83	"			
			"	3. Kreosot, Knop > 13.5	"			
tot	1	10	"	4. Kreosot 0.5	"	10	1	tot
"	1	10	"	5. Kreosot 0.25	"	10	1	"
Bild. v. Chloron. + Rhiz.	1	10	schwache Keimung	6. Holzessig 0.5	"	10	1	ganz selten schwache Fäden
Ergrünen d. Zellen, einige normale Fäden	5	4	schwache kränkliche Keimung	7. Guajacol, K_2CO_3 > 1.25	"			
Zu schönstem Chloronema + Rhizoid gewachsen	5 10	2 5	massenhaft lange Rhizoiden, etwas Protonema	8. K_2CO_3, Holzessig > 1.25	"	2	1	Sporen etwas ergrünt, kein Keimen
stirbt ab ganz wenig Prot.	30 2 2	6 2 3	ganz schwache Keimversuche	9. Guajacol 0.5	etwas grüne Sporen	2 3	2 2	ganz wenig Protonema
recht schönes Prot. Seltenst gekeimt	1 1	2 3	"	10. Guajacol 0.25	"	2 3	1 1	etwas Protonema garnichts
			bleibendes schönes Protonema	11. Knop, Guajacol > 1.83	ganz seltene Fäden			
			"	12. Knop, Holzessig > 10.5	ergrünte Sporen			
			auffallend schönes bleibendes Protonema	13. Knop, Holzessig > 1.83	etwas sehr kurzlebiges Protonema			

In diesen kombinierten Nährlösungen beträgt der Gehalt an Verbrennungsprodukten:

1.	1‰ K_2CO_3 0,25‰ Kreosot. 0,25‰ Holzessig.	2.	Kreosot 0,17‰
3.	0,17‰ Kreosot.	7.	1‰ K_2CO_3 0,25‰ Guajacol.
8.	1‰ K_2CO_3 0,25‰ Holzess.	11.	0,23‰ Guajacol.
12.	0,25‰ Guagocol.	13.	0,23‰ Holzessig.
14.	0,17‰ Holzessig.	15.	0,1‰ Kreosot. 0.1‰ Holzessig.

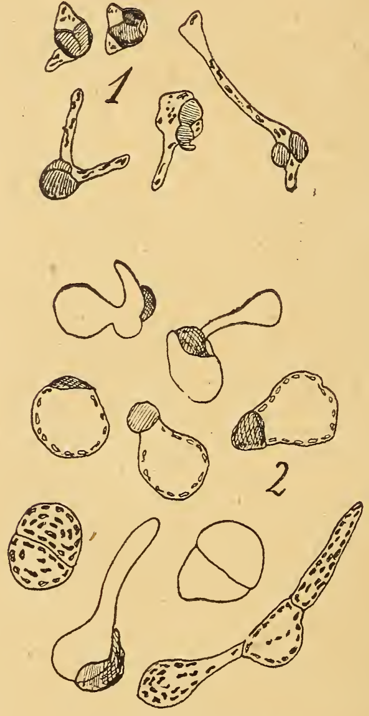


Fig. 17. *Funaria*.

1) Guajacol, K_2CO_3 > 1.25‰ 2) Nach 4 Wochen in Knop 5‰, 5 Tage Kultur.

Die Zusammenstellung dieser Kulturversuche zeigt die größere Widerstandskraft der *Funaria*, denn sie zeigt meist mehr oder weniger gesunde Keimung, vor allem aber baldiges Gesunden des Protonemas nach Übertragung in normale Lösungen. Nur gegen Kreosot sind beide Moose sehr empfindlich. Zusatz von kleinen Mengen von Guajacol und Holzessig zu komplettem Knop förderten üppiges Protonema. Von ihnen wurde der Gehalt von 0,17‰ Holzessig in 13,5‰ Knoplösung auch von *Polytrichum* ertragen Die Vereinigung von Holzessig und Pottasche scheint durch einen

leichten Ausgleich der Reaktion relativ günstig zu sein. Die Übertragung in Konzentrationen von Knop zeigt den schönsten Erfolg.

Nach den hier mitgeteilten Versuchen ist anzunehmen, daß die Verbrennungsprodukte auch von *Funaria* nur in ganz kleinen Quanten neben anderen Nährsalzen vertragen werden können. Es wäre eine quantitative Analyse von Brandstätten nötig, um genauen Aufschluß über ihren Gehalt zu bekommen. Doch läßt sich von vornherein sagen, daß der größte Teil dieser Stoffe in beträchtlicher, der *Funaria* nicht zugänglicher Tiefe liegt.*) Anderen waldbewohnenden Moosen gegenüber zeichnet sich *Funaria* durch die Fähigkeit aus, den Einfluß dieser Stoffe ohne innere Schädigung zu überdauern — während sie auf diese (Beispiel *Polytrichum)* schon in kurzer Zeit endgültig zerstörend wirkt.

Um dieses hier nur als Nebenfrage berührte Kapitel gründ-

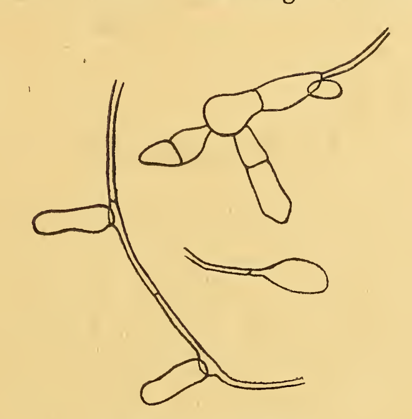


Fig. 18. *Funaria.*

Nach 5 wöchentlicher Kultur in $\frac{K_2CO_3}{\text{Holzessig}}$ > 1.25 ‰ in Knop 10 ‰.
(1 Woche.)

lich zu bearbeiten, wären zahlreiche Vergleichskulturen mit verschiedenen Moosen in langsam abgestuften Konzentrationen vieler Stoffe auszuführen. Im Rahmen dieser Arbeit muß ich mich auf die obigen, unvollständigen Angaben beschränken.

Zusammenfassend ist über die Ernährungsverhältnisse der *Funaria* zu bemerken:

Sie ist imstande, sehr hohe Konzentrationen von normalen Nährsalzen zu vertragen, eine Fähigkeit, die sich durch langsame Gewöhnung noch steigern läßt. Es wurden damit Werte bis 40‰ erreicht. Vergleiche mit anderen Moosen lehren, daß *Funaria* durch diese Eigenschaft sehr vielen Konkurrenten überlegen ist.

---

*) Das gilt besonders vom Kreosot, das als Bestandteil des zähen Teers ganz tief sinken muß — wahrscheinlich wird es bei den niederen Temperaturen eines im Freien brennenden Holzstoßes überhaupt nur in verschwindenden Mengen gebildet. Die Tabelle zeigt seine schädliche Wirkung auf die Keimung.

Die Kulturen mit spezifischen Bestandteilen von Holzverbrennung erwiesen, mit *Polytrichum* verglichen, eine größere Widerstandsfähigkeit, die sich besonders dahin äußerte, daß *Funaria* die hemmenden Einwirkungen dieser Stoffe lange ertragen konnte, ohne ernstere innere Schädigung zu erleiden.

Diese beiden Angaben lassen verstehen, wie *Funaria* an Brandstellen allein unter vielen die hohen Salzkonzentrationen sowohl, als die einzelnen Giftwirkungen überdauern kann, bis durch den Auslaugeprozeß des Regens die Verhältnisse normalen Wachstums wieder eintreten. Daß freilich auch noch andere Vorteile, wie zum Beispiel die Widerstandsfähigkeit der Sporogone gegen Austrocknen, worauf ich im Vergleich mit *Brachythecium* aufmerksam machte, eine Rolle spielen, darf nicht übersehen werden.

Das Verhalten der Moospflänzchen von *Funaria* wird in folgendem Kapitel beschrieben. Die dem Protonema innewohnende Widerstandskraft wird sich auch in ihnen in gewissen Grenzen zu erkennen geben.

VI. Moospflanzen.

Im Vergleich mit dem Protonema bedeutet die beblätterte Moospflanze einen großen Schritt vorwärts in morphologischer und anatomischer Hinsicht. Ihre äußere Übereinstimmung mit dem Aufbau der höheren Pflanzen erstreckt sich, wenn auch in bescheidenem Maße, auch auf die innere Organisation. Es ist bereits eine gewisse Verteilung der Funktionen auf einzelne Gewebskomplexe eingetreten. Das Wasserleitungssystem findet eine ausgeprägte Form, wie *Polytrichum* als entwickelster Typ zegt, die Leistung der Rhizoiden bleibt nicht auf eine mechanische beschränkt, sondern tritt auch in den Dienst der Absorption etc. Diese höhere Entwicklung des Vegetationskörpers erheischt auch andere Außenbedingungen, als das Protonema, sowohl für sein Auftreten, als für sein Gedeihen.

Unter den Einflüssen, die das Protonema zur Bildung von Moospflanzen veranlassen, spielt das Licht eine anerkannte Rolle. Einige zur Bestätigung dieses Satzes gemachte Aussaaten von *Funaria*- und *Politrychum*-Sporen auf Torf zeigten eindeutige Resultate in seinem Sinne. Neben der Lichtwirkung aber dürfen die Ernährungs- und Transpirationsverhältnisse nicht übersehen werden.

Die hier ausgeführten Versuche werde ich in folgender Reihenfolge beschreiben:

1. Auftreten von Moospflänzchen in Protonemakulturen.
2. Einfluß der Konzentration auf nicht untergetauchte Moospflanzen.
3. Einfluß der Konzentration auf submerse Pflänzchen.

Zum Schluß komme ich auf beobachtete Protonemarückschläge im Zusammenhang zu sprechen.

1. Auftreten von Moospflänzchen.

Es ist auffallend, um wieviel geschwinder und regelmäßiger das Protonema zu Pflänzchenbildung übergeht, wenn es sich auf festem Substrat unter reichlichem Luftzutritt entwickeln kann. Die Trockenheit, die Transpiration, der Widerhalt eines festen Bodens sind ihrem Auftreten günstig. In meinen Protonemakulturen ließen die ersten Pflänzchen unverhältnismäßig viel länger auf sich warten, — obwohl sie denselben Licht- und Temperatureinflüssen ausgesetzt waren — als die Aussaaten auf Torf, Lehm, Gartenerde, Filtrierpapier etc.

Die Frage nach dem Einfluß der Konzentration auf ihr Auftreten beantwortet sich dahin, daß es nur in Knop'scher Nährlösung bis 10‰ beobachtet wurde. Sowohl Einzelsalzlösungen als höhere Knop'sche Konzentrationen verhinderten ihre Bildung vollständig; letzteres ein Hinweis, wie unrichtig es ist, Trockenheit hohem osmotischen Druck aequivalent zu erachten. Doch auch bei Konzentration zwischen 1 und 10‰ blieben die Pflanzen manchmal aus. Die allerreichlichsten Pflänzchen erhielt ich bei den 2 folgenden Kulturen: Aus Knop 20‰ nach 9 wöchentlicher Kultur und aus Knop 25‰, nach 10 wöchentlicher in Knop 5‰ übertragen. In beiden begann sofort Bildung von Chloronema + Rhizoid und nach 8—12 Wochen traten reichlichst Pflanzen auf. Die direkt in Knop 5‰ ausgesäten Sporen dagegen brachten erst nach 25 Wochen wenige Pflanzen.

Diese Beobachtungen scheinen mir mit der von Goebel geäußerten Ansicht überein zu stimmen, daß die Bildung der Pflänzchen auf den Ernährungszustand des Protonemas zurückzuführen ist. Die durch die anfängliche Übernährung und spätere plötzliche Abnahme des osmotischen Druckes bewirkten chemischen Verhältnisse in der Zelle könnten Ähnlichkeit haben mit der Konstitution blattbürtigen Protonemas, das bekanntlich besonders leicht und schnell zu Pflanzenansatz schreitet. Das plötzliche Auftreten von Moospflanzen in älteren Protonemakulturen, deren Lösung die Zersetzungsprodukte abgestorbener Fäden aufgenommen hat, möchte ich auch als Folge der Veränderung der Ernährungsbedingungen deuten.

Auffallend ist die Neigung der in Wasserkulturen gebildeten Pflanzen, sich möglichst an den Wänden des Kulturgefäßes anzusetzen.*) In anderen Fällen beobachtete ich beträchtliche Größe von Pflänzchen, die sich auf dem Gewirre des schwimmenden Protonemas über den Wasserspiegel erhoben und so die Vorteile von Licht und Transpiration genossen. All diesen halb erhobenen Pflänzchen eignete viel regeres Wachstum und längeres Bestehen, als den untergetauchten.

Das oben geschilderte Benehmen veranlaßte mich, nachzu-

*) Es wurden also an jenen Fäden zuerst Moosknospen angelegt und weiterentwickelt, die an den Wänden gelegen waren. Für ihre Entstehung möchte ich einesteils den Widerhalt des festen Körpers, andererseits die Möglichkeit, sich mit seiner Hilfe über dem Wasserspiegel zu erhalten, verantwortlich machen.

prüfen, inwieweit die Moospflanze höhere Konzentrationen zu ertragen vermag, wenn nur das basale Ende des Stämmchens oder die Rhizoiden mit der Nährlösung in Berührung gebracht werden.

2. Nicht untergetauchte Moospflanzen.

a) Kräftige Funariapflanzen aus gewöhnlicher Erdkultur wurden samt den dranhängenden Erdklümpchen in Nährlösung gesetzt, sodaß weder Stamm, noch Blätter mit ihr in Berührung kamen.

Knop 10‰	Knop 20‰	Knop 40‰
Zeigt starkes Wachstum, normale Blattgröße, hie und da etwas gerollte Blattspitze. Nach ½ Jahr Kultur noch durchaus gesund. Osmotischer Druck im Blatte: 0,35 Mol KNO_3	Sehr langsam. Wachstum. Blätter anormal klein. Stämmchen im Verhältnis zu ihnen auffallend dick. Trotzdem nach ½ Jahr von frischer Farbe. Osmotischer Druck im Blatte: 0,5 Mol KNO_3	Stirbt nach einigen Wochen ab. Kein Wachstum.

Als anatomische Veränderung tritt eine leichte Zunahme des axillären Gewebes gegenüber der eigentlichen Blattfläche ein. Der osmotische Druck steigt mit der Konzentration.

Pflanzen von *Barbula* und *Tetraphis*, den gleichen Versuchsbedingungen unterworfen, gingen bei 20‰ sämtlich zugrunde, auch in 10‰ zeigten sie schon schädlichen Einfluß der Konzentration. Dies beweist die auffallenden osmotischen Fähigkeiten auch des beblätterten Gametophyten von *Funaria*.

b) Ganz junge Pflanzen wurden aus Torfkulturen herauspräpariert und auf durchlöcherten Korkschwimmern auf Lösungen gesetzt.

Knop 1‰	Knop 10‰	Knop 15‰
Sehr rasches Längenwachstum. Beblätterung der Achse sehr lückenhaft. Nach 5 Monaten hat die helle, sehr lange Pflanze völlig den Habitus einer etiolierten.	Wachstum, sehr schönes Chlorophyll. Blattgröße etwas unter normal. Nach 5 Monaten gesund.	Schwaches Längenwachstum, aber reichliche Blattbildung. Nur ein ganz kleiner Teil der Versuchspflänzchen starb in den ersten Wochen ab.

Knop 25‰	Knop 30‰
Sehr langsam. Wachstum. Blätter an der Spitze d. Sprosses völlig zusammengeschoben. Chlorophyll schön grün Ein kleiner Teil der Exemplare stirbt ab.	Kein Wachstum. Nach 4 Wochen sämtlich abgestorben.

Die obere Grenze für Funariapflänzchen liegt demnach bei 25°/₀₀. Die jungen Pflänzchen stimmen in ihrer Reaktion mit den alten überein.

Die Turgorsteigerung und die deutlichen habituellen Verschiedenheiten im Bau beweisen zur Genüge, daß dies Moos sich aus seinem Substrate ernährt und nicht von dem Kondens-Wasser der feuchten Atmosphäre.

3. Untergetauchte Moospflanzen.

Nachdem so die größere Empfindlichkeit der Pflanzen gegenüber dem Protonema in Bezug auf Nährsalzkonzentration und Sauerstoffmangel konstatiert war, eröffnete sich die Perspektive, die Entwicklung durch zweckmäßige Anwendung dieser Agentien umzudrehen, also Moospflanzen zu Rückschlägen auf ihre Jugendform, das Protonema, zu veranlassen. Ich hatte zuerst gehofft, den Vegetationspunkt direkt umstimmen zu können, aus den Blattinitialen Chloronema werden zu sehen — das gelang aber nur an

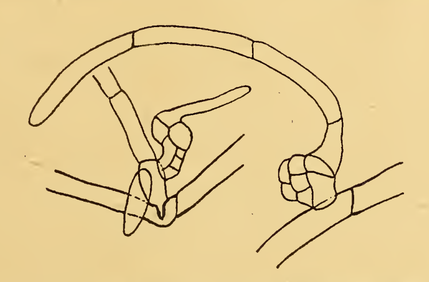


Fig. 19. *Funaria*, Protonemarückschlag.

ganz jungen, wenigzelligen Moosknospen, die noch in engstem Zusammenhang mit dem Mutterfaden stehen. Fig. 19 zeigt 2 solche Rückschläge; der Chlorophyllreichtum des Protonemafadens ist ein Beweis für seine Lebensfähigkeit.

Anders jedoch steht es, wenn der Vegetationspunkt bereits seine blattbindende Tätigkeit begonnen hat.

Über das Auftreten von Protonema am Körper der Moospflanze ist zu sagen, daß z. B. *Polytrichum* bei Feuchtkultur, neben den Blättern, lange Rhizoiden aus der Sproßachse treibt. Es sind auffallend dickwandige, typisch dochtartig gewundene, farblose Fäden — haben also dieselbe Struktur, wie die zu Befestigungszwecken verwandten, ohne jemals zu dieser Funktion herangezogen zu werden. Außerdem hat man aus allen Teilen der Moospflanze (Sproßachse, Blätter, Seta, Kapsel) durch Abschneiden des betreffenden Teiles und Kultur auf feuchtem Substrat Chloronema erhalten. Nach Stahl sind es bestimmte Initialen, die zur Protonemabildung schreiten.

Ich beschreibe im Folgenden die Versuche mit untergetauchten Moospflanzen in verschiedenen Nährlösungen. Sie werden

zeigen, daß es gelingt, auch ohne Abtrennung vom Pflänzchen, blatt- und sproßbürtiges Protonema zu erhalten. Es wurden zu diesem Zweck sowohl Pflanzen natürlichen Standortes versenkt, als auch die Entwickelung der in den eigenen Wasserkulturen entstandenen beobachtet.

Vorauszuschicken ist den Experimenten die Bemerkung, daß sie alle bei vollem Genuß des Tageslichtes ausgeführt wurden,

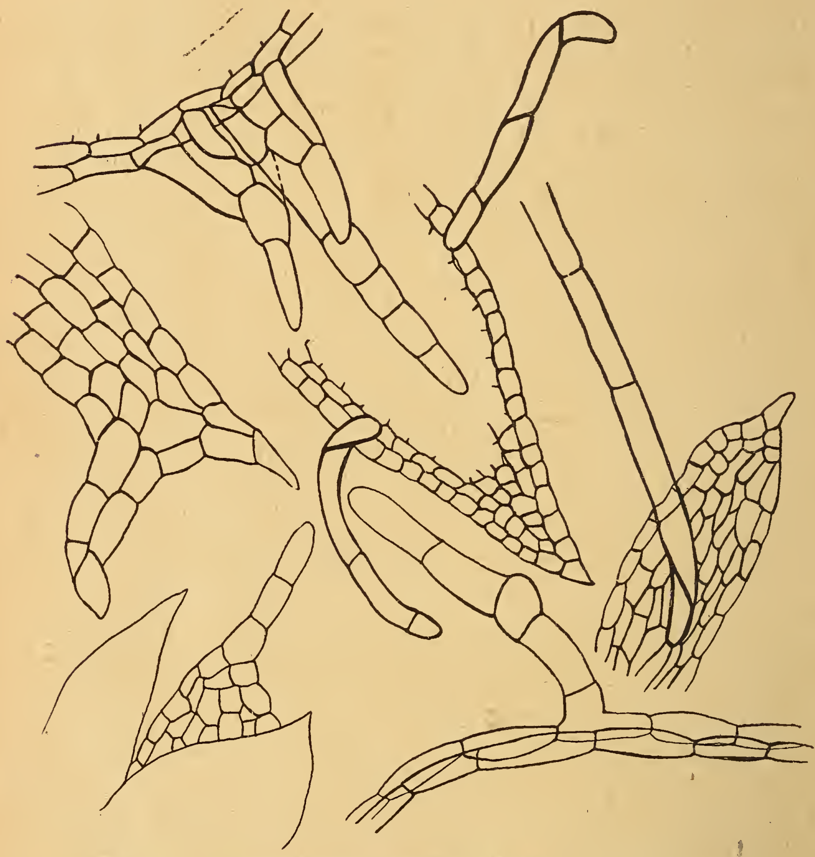


Fig. 21. Protonemarückschläge an Blättern von *Funaria*.

damit allein osmotische und Ernährungsverhältnisse für auftretende Veränderungen verantwortlich gemacht werden können.

Objekte sind *Funaria* und *Brachythecium*.

Bei ganz niederer Konzentration (z. B. Knop $1^0/_{00}$) war das Längenwachstum ein so rasches, daß die Pflanzen, sei es durch direkte Zunahme nach oben, oder durch energische Aufkrümmung aus der horizontalen Lage, bald den Wasserspiegel erreichten. Dort begannen sie wieder, zu häufigerer Blattanlage überzugehen, während sie im Medium nur ganz vereinzelte, reduzierte Blätter

getragen hatten. Mit steigender Konzentration verlangsamt sich das Wachstum so sehr, daß der Vegetationspunkt des Moosstämmchens die Luft nicht mehr erreicht und der dauernden Einwirkung der Nährlösung ausgesetzt ist. Diese kann sich auf dreierlei Weise bemerkbar machen:

1. Die Tätigkeit des Veg.-Punktes bleibt bestehen, doch läßt ihn die große Wachstumsverzögerung als ruhend erscheinen.

2. Der Veg.-Punkt hat sein Wachstum völlig sistiert, ohne jedoch Anzeichen von empfangener Schädigung zu geben. Die Lebensfähigkeit der Pflanze offenbart sich in Protonemafäden, die aus den Zellen des Stämmchens am häufigsten in den Achseln der Blätter, oft ganz nahe vom Veg.-Punkte, entspringen.



Fig. 20. *Funaria* mit geschädigtem V.-P. Austreiben einer ruhenden Knospe.

3. Der Vegetations-Punkt wird völlig zerstört (Braun werden der Zellen, manchmal Abfaulen derselben.) Oft sind die jüngsten Blätter von diesem Prozesse mitbetroffen. Andere dagegen gehen zu Protonemabildung über, das an den verschiedensten Stellen des Blattes, an der Spitze und mitten in der Fläche, auch aus dem leitenden Mittelzellstrang entspringt. Besonders dafür bestimmte Initialen sind nicht vorhanden. Fig. 21 und 26 zeigen solche Protonemarückschläge. In der überwiegenden Mehrzahl treten nur wenige Fäden an ein- und demselben Blatte auf. Die Gestalt des Protonemas hängt im weiteren Verlauf von der jeweiligen Konzentration der Nährlösung ab.

Zu bemerken ist, daß diese blatt- und sproßbürtigen Protonemen nicht unter $4^0/_{00}$ und nicht über $20^0/_{00}$ beobachtet wurden. Innerhalb dieser Grenzen aber lassen sich die Unterschiede in Schnelligkeit und Zahl ihres Auftretens schwer präzisieren.

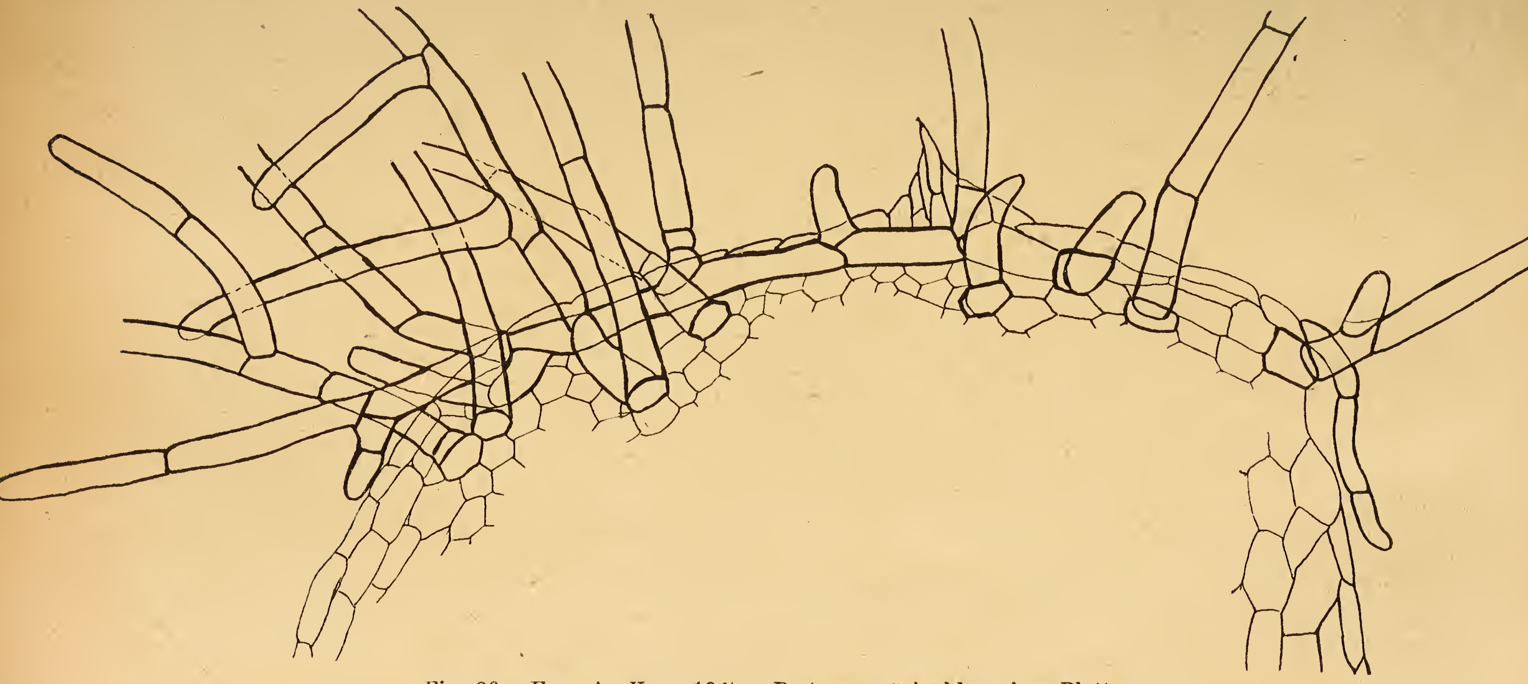


Fig. 26. *Funaria*, Knop 10 ‰. Protonemarückschlag eines Blattes.

Es zeigte sich nämlich, daß der jeweilige Zustand der untergetauchten Pflanzen, genauer gesagt des Vegetationspunktes selbst, einen bei den einzelnen Exemplaren sehr wechselnden Einfluß der

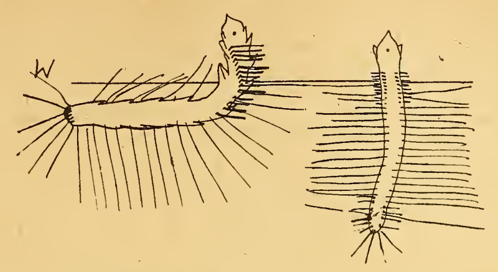


Fig. 22. Pflanzen von *Brachythecium* in ihrer Lage zum Wasserspiegel (W). Schematisiert.

Lösung bedingt. Schwächliche Pflanzen gingen stets viel schneller zu Rückschlägen über, als die kräftigeren.

Die oben erwähnte Grenze von 20°/₀₀ liegt viel tiefer als die früher beschriebenen Kulturen für die Auskeimung der Sporen

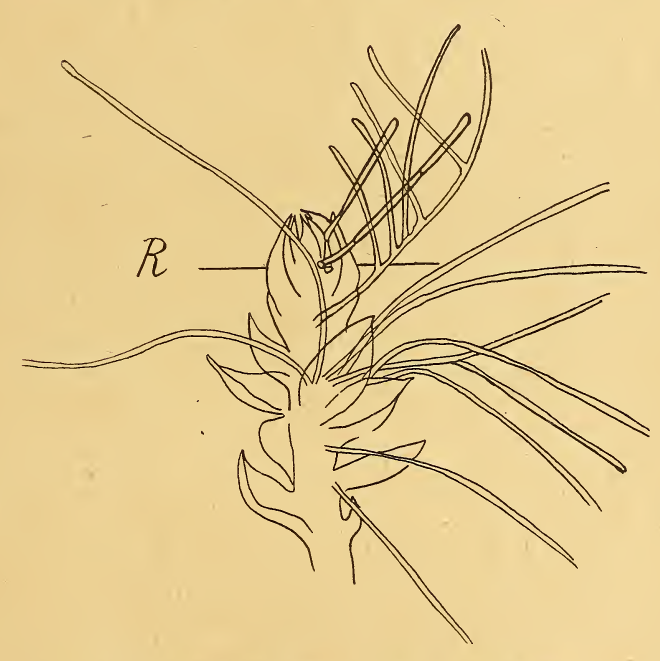


Fig. 23. *Brachythecium*, Knop 11°/₀₀. R = Wasserspiegel.

feststellten. Man darf aber nicht vergessen, daß jenes Protonema sehr langsam wuchs, also sichtbar mit dem hohen Drucke zu kämpfen hatte. Es darf uns daher nicht überraschen, wenn die Zellen der Moospflanze nur dann auf die Jugendform zurückgrei-

fen, wenn die äußeren Bedingungen für sie in der Nähe ihres Optimums liegen.

Wir haben nach ihren Entstehungsbedingungen die Protonemarückschläge an Moospflänzchen als Korrelationserscheinung aufzufassen. Die dauernde, oder vorübergehende Hemmung des Vegetationspunktes durch den osmotischen Druck des Substrates veranlaßt die Pflanze, zur Bildung der Protonema überzugehen. Wir können die Reaktion insofern als zweckmäßig bezeichnen, als diese



Fig. 24. *Brachythecium*, Knop 11 ‰. R = Region des Wasserspiegels.

zweite Vegetationsform den äußeren Bedingungen besser angepaßt ist.

Die schon erwähnte Neigung des sproßbürtigen Protonemas, sehr bald zur Pflänzchenbildung zu schreiten, ließ sich auch in den eben beschriebenen Kulturen konstatieren. Sie zeigte sich z. B. auch in 10 ‰ Knop deutlich, obwohl die neugebildeten Pflanzen dies Medium meist nur kurz vertragen konnten. Ich fand ein paarmal die in Fig. 19 gezeichneten zu Protonema ausgewachsenen Moosknospen, also innerhalb derselben Kultur zweimal, dieselbe Umschaltung. Erwähnen möchte ich noch, daß bei den untergetauchten Pflanzen manchmal umwachsen und begleitet von Chloronema ruhende Knospen des Sprosses auszutreiben begannen. Die meist kurze Lebensdauer dieser Bildungen beeinträchtigt nicht

ihren theoretischen Wert als dem Protonemarückschlag parallellaufende Korrelationserscheinung.

Schließlich möchte ich noch auf jene Fälle zu sprechen kommen, in denen das Protonema, neben dem normal funktionierenden Vegetationspunkt mehr oder weniger entfernt von ihm am Sproß entstand. Am schönsten habe ich diese Erscheinung an *Brachythecium* gesehen — halte mich daher im Folgenden an diese Kulturen. Untersucht man Pflänzchen der schon erwähnten Protonemadecke, so zeigen sie die in Fig. 22 grob schematisierten Verhältnisse. Entweder senkrecht oder aufgekrümmt, haben sie alle den Vegetationspunkt beträchtlich über der Wasserfläche, und seine nähere Umgebung zeigt normal gebildete, zahlreiche Blätter. Das



Fig. 25. *Brachythecium,* Protonema am Stämmchen.

wird anders, sobald die Nährlösung (hier 12$^0/_{00}$ Knop) direkten Einfluß auf das Stämmchen gewinnt. Die Blätter sind in dieser Zone spärlich und farblos, dafür entspringen aus ihren Achseln zahllose Protonemafäden, die in üppigem Wachstum innerhalb der Flüssigkeit das Stämmchen umhüllen (Fig. 25). An der Grenze zwischen Luft und Lösung stehen typische Rhizoide mit farblosem Inhalt und braunen, oft schräg orientierten Wänden; sie markieren gewissermaßen den eigentlichen Beginn der Moospflanze. Fig. 23 und 24 zeigen die Verhältnisse genau. Sobald man diese Pflanzen untertaucht, tritt Ergrünen der Rhizoiden ein, ein baldiges Absterben des Vegetationspunktes und Farbloswerden der Blätter. Ich fasse dieses stammbürtige Chloronema als ergrünte Rhizoide auf, wie sie sich in starken Feuchtkulturen entwickeln. Ihre

besondere Üppigkeit ist durch die ihnen zuträgliche Nährlösung bedingt. Die Spitze des Pflänzchens in der Luft führt unabhängig davon ihr Wachstum weiter. Die beiden sind durch keinerlei korrelative Beziehungen verbunden — jedes stellt die dem Medium angepaßte Organisationsform dar (Fig. 25).

Kulturen von Moospflanzen in Pottasche, Nitraten und organischen Stoffen wurden nicht gemacht — kann sich doch nichts prinzipell Neues ergeben, wenn die hemmende Wirkung auf den Vegetationspunkt durch rein chemische Einflüsse ausgeübt wird.

II. Phanerogamen.

Die Objekte für die im Folgenden wiedergegebenen Experimente über Konzentrationssteigerungen bei Phanerogamen wurden, wie schon eingangs erwähnt, unter Hinblick auf ihren natürlichen Standort gewählt.

Es kommen in Betracht: 1. Die Ruderalpflanzen, die Flora der Schutt- und Abfallhaufen in der Nähe menschlicher Wohnungen und 2. Die Lägerpflanzen, die Bewohner der Fettmatten um die Almhütten des Gebirges. Beide Gruppen umfassen viele Vertreter, die sich freilich nicht sklavisch an die oben geschilderten Standorte halten, immerhin aber bilden sie eine deutlich abgegrenzte Genossenschaft gegenüber den Bewohnern des humusreichen Waldbodens, Sumpfgewächsen und anderen mehr. Die beiden Gruppen sind als polyphag und nitrophil bezeichnet worden.

Folgende Untersuchungen haben in erster Linie den rein osmotischen, also physikalischen Einfluß der Nährlösungen zum Objekt genommen, während die chemische, qualitative Seite vernachlässigt wird.

In Kultur wurden folgende Pflanzen genommen: *Rumex alpinus*, *Senecio alpinus*, *Aconitum Napellus*, *Chenopodium rubrum* und *album*, *Urtica dioica*, *Artemisia vulgaris*, *Stellaria media*, *Cirsium arvense*, *Vicia faba*, *Mercurialis perennis*, *Asperula odorata*, *Impatiens Sultani*, *Tradescantia fluminalis* und *zebrina*.

Die 5 letztgenannten sind Vergleichspflanzen, um einen Maßstab der Widerstandsfähigkeit der ersten zu erlangen.

Cirsium, *Aconitum* und *Senecio* finden sich in den Tabellen nicht, weil ihre Neigung in Wasserkultur bald in Fäulnis überzugehen, jede Verläßlichkeit der Kulturen störte.

Versuchsanstellung.

Die Glasgefäße faßten, je nach Größe der Exemplare, 1—3 l Lösung und waren mit schwarzem Papier umkleidet. Der Lichtzutritt, der sich besonders durch massenhaftes Auftreten der Algen als schädlich erwies, wurde von oben durch Deckel von in Paraffin gekochter Pappe oder schwarzlackierten Glasplatten, in denen die Pflanzen befestigt waren, verhindert.

Die Versuchspflanzen wurden im Freien gesammelt, oder, als

Stecklinge vermehrt, in Topfkultur gezogen. Vor dem Übertragen in die Nährlösung kamen sie einige Tage in Wasser, um beim Ausheben bewirkte Schäden der Wurzeln heilen zu lassen. Die Nährlösungen wurden mit dem sehr kalkarmen Würmwasser angesetzt. Auch hier, wie bei den Moosen, wurde ein Ausfallen von unlöslichem Kalziumsalz durch Vertretung mittels Salpeter verhindert. Kleine Verschiebungen durch Mehrgaben von $MgSO_4$ und KCl ließen keinerlei die osmotische Wirkung übertönende Veränderungen zustande kommen.

Die reservestoffreichen Rhizome von *Rumex* wurden bis auf kleine Reste entfernt, um genau denselben Zutritt der Nährlösung zum Sprosse herzustellen, wie er bei den rhizomlosen Pflanzen ist.

1. Einwirkung der Konzentration auf die unverletzte Pflanze.

Die tabellarisch zusammengefaßten Resultate sind der Durchschnitt zahlreicher Kulturen. Die individuelle Verschiedenheit der einzelnen Pflanzen erschwert gerade bei den ausschlaggebenden hohen Konzentrationen die Bildung eines einheitlichen Eindruckes sehr. Es spielen auch Temperaturschwankungen, wie sie in keinem Gewächshaus zu vermeiden sind, eine große Rolle, besonders durch das Warmwerden der Nährlösungen.

Die erste Tabelle beschäftigt sich mit den Vergleichspflanzen, die ihrem Vorkommen nach kaum hohen osmotischen Drucken ausgesetzt sind:

Substrat ‰	*Vicia faba*	*Mercurialis*	*Asperula*	*Impatiens*
Wasser	Normales Wachstum in Sproß und Wurzel			
Knop 1		„	„	„
Knop 3				
Knop 5			Leichte Schädigung der Wurzeln	Gesund, auffallend klein
Knop 8	Wurzeln noch gut, Sproß geschädigt	„		
Knop 10			Kein Wurzelwachstum, hält sich 2 Wochen	Sproß frisch, kaum Wurzelwachstum
Knop 11	sofortiges Absterben	hält sich einige Tage		
Knop 12				Baldiges Braunwerden der Wurzeln, Sproß welkt sofort
Knop 15		„	„	
Knop 18				
Knop 20				
Knop 25				„
Knop 30				

Es zeigt sich von 10 oder 12‰ aufwärts ein schnelles Absterben der Pflanzen. Das Verhalten bis zu dieser Grenze variiert bei den einzelnen, doch liegt es nicht im Rahmen dieser Darstellung, darauf näher einzugehen.

Die 2. Tabelle faßt die Ruderalpflanzen zusammen:

Substrat ‰	*Stellaria*	*Artemisia*	*Urtica*	*Chenopodium*
Knop 3	Wachstum von Wurzel und Sproß		Wachstum bis 8 ‰ der Sproß, dann die Wurzel bevorzugt	Dauer der Kultur höchstens 8 Wochen
„ 5				
„ 8				
„ 10				
„ 12		Gesundes Wachstum, Gesamtgröße sehr reduziert		
„ 15				4–5 Wochen
„ 20	Stirbt nach den ersten Tagen ab	Sehr langsames Wachstum. Nach 1 Monat Schädig.	3 Wochen gesund	
„ 25			Stirbt ab	3–4 Wochen
„ 30		Stirbt ab		
„ 35 u. 40				2 Wochen

Die Grenzkonzentration ist deutlich nach oben verschoben. 15‰ wird hier von allen wochenlang vertragen. Das Maximum ist für *Stellaria* bis 20‰, für *Chenopodium* sogar bis 40‰ hinaufgerückt.

Zu den Einzelnen ist zu bemerken:

Stellaria. Die Kulturen bis 15‰ haben unbeschränkte Dauer und gesundes Aussehen. Ihre Gestalt strebt von dem ursprünglichen, lockeren, längästigem Gefüge einer gedrängten, polsterähnlichen Form zu.

Artemisia. Nur ganz junge Pflanzen eignen sich zur Wasserkultur, ältere faulen leicht.

Urtica reagiert auf Wasserkultur mit baldigem Abwerfen ihrer Blätter, die schnell welken. Alle Angaben beziehen sich daher auf die in ihren Achseln entstehenden neuen Blätter, die an Größe und Stärke der Farbe niemals die alten erreichten. Auch hier muß man mit jungen, neu bewurzelten Stecklingen arbeiten.

Chenopodium weist die größten osmotischen Kräfte der untersuchten Pflanzen auf. Direkt aus Wasser in 40‰ übertragene Pflanzen (Fig. 27) zeigten erst nach 2 Wochen Zeichen von Schädigung. Leider hat die Pflanze aber die Eigenschaft, sehr leicht chlorotisch zu werden, sodaß es nie gelang, Kulturen durch lange Zeit gesund zu

erhalten. Es müssen daher auch die Angaben über die höheren Konzentrationen unter diesem Gesichtspunkt betrachtet werden, man kann sie nicht direkt mit denen von *Stellaria* und *Artemisia* vergleichen, worauf ich ausdrücklich aufmerksam mache.

3. Tabelle. *Rumex alpinus.*

Wasser	Sehr lange dünne Wurzeln, Blätter klein.
Knop 3 ‰	„
„ 5 ‰	Wurzeln kräftig, etwas rötlich. Reiches Blattwachstum.
„ 10 ‰	Wurzeln sehr kräftig und weiß. Schönes Blattwachstum. Nach 2 Monaten schwächer.
„ 15 ‰	Dicke weiße Wurzeln reichlich. Kräftiges Blattwachstum.
„ 20 ‰	Kräftige weiße Wurzeln überdauern den Sproß. Dieser wächst sehr langsam. Nach 1 Monat tritt Einrollen der Blattränder ein.
„ 30 ‰	Kurze, sehr dicke weiße Wurzeln. Blätter beginnen nach 2 Wochen zu welken.
„ 40 ‰	Wurzeln und Sproß sofort matt. Sterben ab.

Die obere Grenze liegt bei 25‰. Die Entfaltung der Pflanzen in 10 und 15‰ übertrifft die niederen Konzentrationen. Besonders in den ersten Wochen wird der Sproß mächtig gefördert und große Blätter angelegt. Nach 4—5 Wochen tritt mehr die Wurzel in den Vordergrund; sie zeichne sich weniger durch Länge, als durch Festigkeit und Gedrungenheit aus. Oft überdauern die Wurzeln den Sproß bei weitem; in solchen Fällen sind die abgestorbenen Blätter mit weißen Salzkrusten bedeckt, durch deren Heraufbeförderung die Wurzel ihr Leben ermöglicht, ohne durch osmotische Einflüsse geschädigt zu werden.

Es wurden dann viele Übertragungen gemacht, um durch langsame Konzentrationssteigerungen osmotische Anpassung zu ermöglichen. Die besten Resultate, die ich hier erwähnen möchte, gab *Rumex*. Es gelang, 4 wöchentliches, schönes Gedeihen in 30‰ zu erreichen, indem die Pflanze vorher je 2 Wochen in 8‰, 15‰ und 20‰ kultiviert wurde. Desgleichen im 25‰ durch Übertragen aus 8‰ in 15‰. Längere Dauer für die beiden hohen Konzentrationen ließen sich jedoch nicht erreichen.

Diese und andere Versuche zeigten, daß die Möglichkeit besteht, durch Gewöhnung die obere Grenze bis 30‰ zu verschieben. Es ist dabei nicht ausgeschlossen, daß durch entsprechende vorsichtige Vorbehandlung auch noch etwas höhere Werte erreicht werden könnten.

Selbst an 40‰ Knop ließ sich ein Exemplar durch langsame Übertragung gewöhnen, doch gelang es nicht, es länger als 1 Woche am Leben zu erhalten.

Die durch Konzentrationszunahme bewirkten anatomischen Veränderungen sind wenig bemerkenswert. Es ist weder ein Einfluß auf Bau und Zahl der Spaltöffnungen, noch der Gefäßbündel, noch der Mächtigkeit der Cuticula zu konstatieren. Auffallend ist aber das deutliche Abnehmen der Interzellularen im

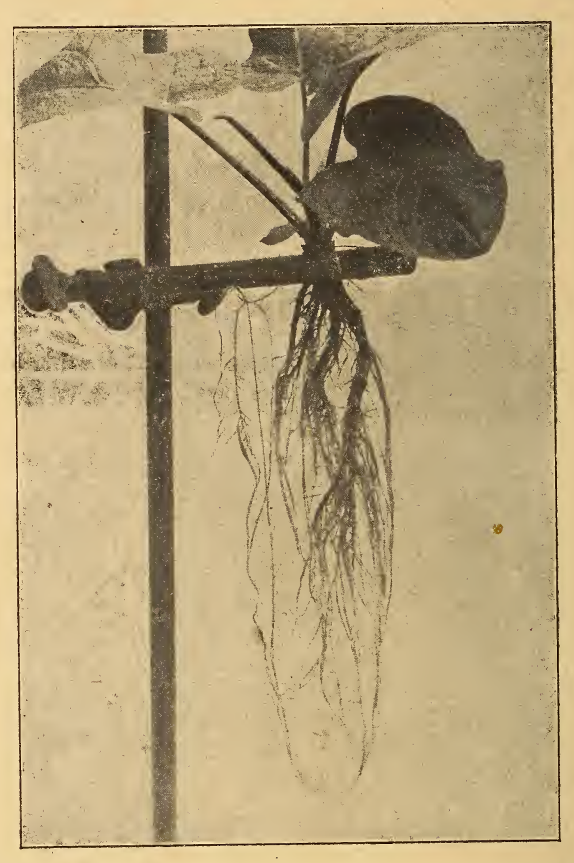


Fig. 27. *Rumex alpinus*, in Knop 25 ‰ (Übertragungskultur).

Schwammparenchym, wie es Fig. 28 darstellt. Dabei nehmen die Blätter an Dicke zu — schon makroskopisch fällt ihre Derbheit auf. Zu erwähnen wäre noch die große Sprödigkeit der Ochrea und der Blattstiele, was wohl mit dem hohen Turgor zusammenhängt.

Bei *Urtica* variiert die Blattdicke nicht, doch sind die Zellen der hochkonzentrierten Blätter auffallend klein. Hand in Hand damit geht eine Formveränderung der Cistolythen, die viel kleiner und dafür häufiger werden (vergl. Fig. 29 u. 20) Ob die Quan-

tität des krystallisierten Salzes dadurch Schwankungen erleidet, ließe sich nur durch genaue Analyse feststellen.

Die schönsten Veränderungen wiesen die Blätter von *Tradescantia* auf, die ich genauer beschreiben will.

Im Anschluß an eine Notiz von Holtermann, daß das Wassergewebe von *Cyanotis zeylanica* regulierend auf Trocken- und Feuchtkultur reagiere, suchte ich, analoge Schwankungen durch Konzentrationsänderungen hervorzurufen. Da sich die mir zur Verfügung stehende *Cyanotis somaliensis* absolut nicht in Wasserkultur entwickeln wollte, wählte ich eine andere Commelinacee, *Tradescantia fluminalis*, um diesen Einfluß zu studieren. Unerwarteterweise vertrug diese Pflanze hohe Nährstoffkonzentrationen,

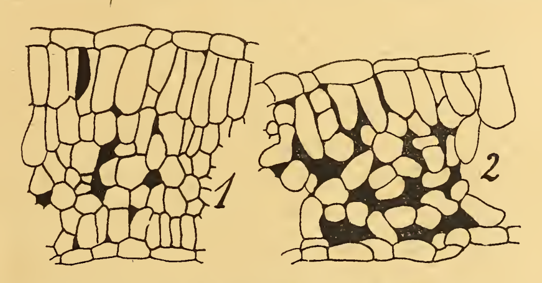


Fig. 28. *Rumex alpinus*, Blattquerschnitte.
1) Knop 20 ‰. 2) Erdkultur.

obwohl sie meines Wissens an normalen Standorten vorkommt. Vielleicht läßt sich diese Eigenschaft aus den auffallend geringen Überdrucken erklären, die sie in ihren Zellen nötig hat — ich komme im letzten Kapitel genauer darauf zurück.

Die Grenze liegt bei 20‰ Knop, in dem noch beträchtliches Wachstum entfaltet wird, 30‰ wirkt tötlich. Folgende Tabelle bringt den Zusammenhang zwischen Substratkonzentration und äußerem Habitus — die Veränderungen ließen sich zahlenmäßig feststellen:

Substrat ‰	Wurzel cm	Sproß cm	Internod. cm	Sproßspitze	Blattgröß. cm
Wasser	40	48	4		
Knop 1	18	30	2		
„ 5	15	30	2—1.5	Die 3 obersten Blätter enger	3—3.5
„ 10	28	33	1.5	4 oberste Bl. enger	2—3
„ 13	18	25	1.5—1	„	2.5—3
„ 15	20	24	1.5—1	„	1.5—3
„ 20	12	20	1	5 oberste Bl. eng	1.5—3

Parallel zur Drucksteigerung verläuft eine Abnahme der Länge von Wurzel, Sproß, Internodien und Blättern. Die obersten haben die Tendenz, eine Rosette an der Sproßspitze zu bilden. In normaler Erdkultur sind die Blätter oft 5 cm lang.

Der Querschnitt eines Tradescantiablattes zeigt in der Mitte die chlorophyllführende, parenchymatöse Schicht, in der die Leit-

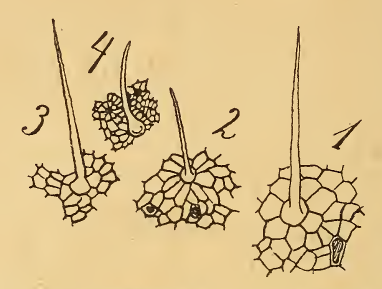


Fig. 29. Flächenansicht von *Urtica*, Blattoberseite.
1 = 5 ‰, 2 = 15 ‰, 3 = 25 ‰, 4 = 30 ‰.

bündel verlaufen, oben und unten davon ein 1-schichtiges, von zylindrischen Zellen gebildetes Wassergewebe. Auf Konzentrationssteigerung reagiert es, wie auf Trockenheit, durch Größerwerden, ohne jedoch Querwände zu bilden. Die alten Blätter werden nach und nach abgeworfen, die neugebildeten sind auffallend dicker (und zwar besteht diese Zunahme nur aus Wassergewebe) und sind

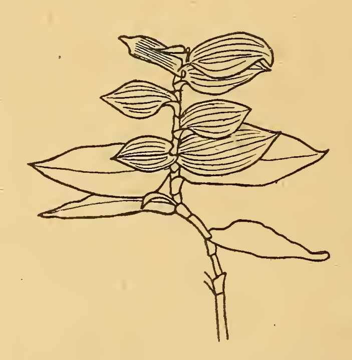


Fig. 30. *Tradescantia,* Knop 20 ‰.

in ihren Maßverhältnissen umsomehr verschoben, als gleichzeitig die Blattfläche selbst kleiner wird. Fig. 30, 31, 32 bringen diese habituellen und anatomischen Unterschiede für Erde, 12 und 20‰ Knop.

2. Einwirkung der Konzentration auf abgeschnittene Sprosse.

Die Einwirkung der verschiedenen Nährlösungen auf den abgeschnittenen Sproß von *Rumex* und *Vicia faba* wurde mit fol-

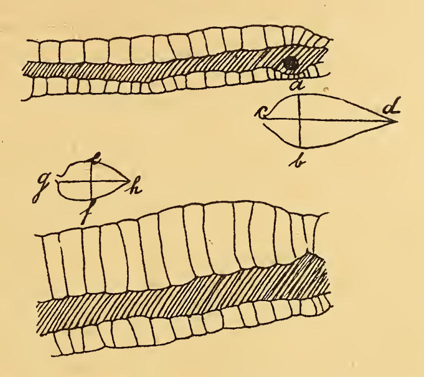


Fig. 31. *Tradescantia.* 1) Blatt einer Erdkultur. 2) in 12‰ Knop gebildet c—d = 5.5 cm. a—b = 2.4 cm. g—h = 3 cm. e—f = 1.4 cm.

genden Resultaten geprüft: (Die Blätter, resp. Sprosse wurden unter Wasser abgeschnitten, um das Auftreten störender Luftpfropfen zu verhindern.) Das verschiedene Verhalten der beiden Pflanzen war auffallend.

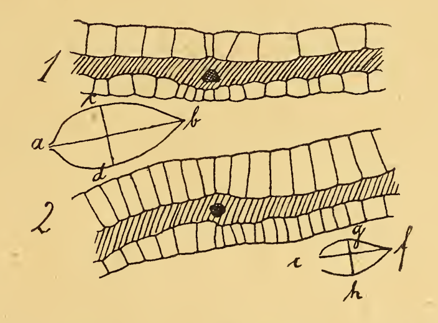


Fig. 32. *Tradescantia.* 1) Erdkultur. 2) 20‰ Knop. c—d = 2 cm. a—b = 5 cm. g—h = 1.5 cm. e—f = 2.7 cm.

Rumexblätter ließen sich bis zu einer Konzentrierung von 8‰ dauernd (das heißt eine Woche lang, dann wurden die Versuche abgebrochen) frisch erhalten, abgesehen von kleinen Farbveränderungen ins rote und gelbe. Blätter in 10‰ Knop begannen stets nach 45 Stunden, matt zu werden und boten im weiteren Verlauf das Bild normalen Welkens.

15—20‰ zeigten schon nach 4 Stunden, 25—40‰ nach 2 Stunden die ersten Veränderungen, die parallel zur Konzentrationssteigerung schneller und in größerem Umfang vor sich gingen. Und zwar war zu beachten, daß die Blattrippe aufrecht stehen blieb, ja sogar härter und spröder wurde, während die Zellen der Blattspreite vom Rande her braunes, trockenes Aussehen gewannen. Das steigerte sich bei 30—40‰ nach 5 Tagen soweit, daß nur mehr die dem Hauptnerv benachbarten Partien grün und weich blieben, während der Rest der Lamina völlig ausgetrocknet und eingerollt war.

Versuche unter der Glasglocke gaben dem später bei ganzen Pflanzen zu erwähnendem Analoges. Auch die höchsten Konzentrationen wurden tagelang ertragen. Die abgeschnittenen Blätter welkten schließlich genau so, wie der feuchten Atmosphäre ohne Lösung ausgesetzte. Es wurde demnach überhaupt kein Salz aufgenommen.

Vicia faba dagegen zeigte nur bis allerhöchstens 5‰ Knop Frischbleiben; 8—10‰ bewirkten in 15 Stunden, 15—40‰ nach 2 Stunden völliges Abwelken. Und zwar trat hier gleichzeitig das Erschlaffen der Blätter und der Sproßachse ein — also typisch das Bild des Welkens aus Wassermangel.

Das verschiedene Verhalten von *Vicia* und *Rumex* ist ihrem verschiedenen osmotischen Fähigkeiten zuzuschreiben. Die Viciazellen geben schon bei 8‰ Knop dem Überdruck nach, treten Wasser ab und büßen ihre Turgeszenz ein. Bei *Rumex* aber werden in die Leitbündel und ihre Nachbarzellen Salze aus der Lösung aufgenommen und dadurch der Wasserverlust verhindert. Der so entstandene hohe Druck innerhalb der Blattrippe aber entreißt den Zellen der Lamina nach und nach ihre Feuchtigkeit. Auf diesem Wege kommt das Absterben vom Rande her und die langdauernde Turgeszenz der Rippe und ihrer Umgebung zustande. Die starke Salpeterreaktion in den Querschnitten der Blattnerven bestätigt diese Deutung.

3. Einfluß der Konzentration auf die Keimfähigkeit.

Anschließend an die eben geschilderten Kulturen in hoch konzentrierten Nährlösungen, möchte ich noch einige Angaben über Beeinflussung der Keimung machen, die ich an *Chenopodium rubrum* gewonnen habe. Die Samen wurden in Glasschalen in Kochsalz- und Salpeterlösungen, oder auch beide kombiniert ausgesäet. Sie blieben, dank der ihnen anhaftenden Blütenhülle, auf der Oberfläche der Flüssigkeit.

Tabelle A.

Lösung in $^0/_{00}$	Wurzel		Sproß		Es keimte
	1. Auftreten	erreichte Größe	1. Auftreten	erreichte Größe	
Leitungswasser	2. Tag	unbeschränkt	4. Tag	unbeschränkt	3,9. Teil
NaCl 5	2. „	1,5 cm	6. „	3,1 cm	4. „
CaCl 10	2. „	1 „	7. „	2,2 „	3,2. „
NaCl 20	4. „	0,38 „	—	—	3,8. „
NaCl 30	—	—	—	—	—
NaCl KNO_3 > 5	2. „	1,1 „	6. „	2,8 „	3,9. „
NaCl KNO_3 > 10	2. „	0,5 „	6. „	1,6 „	2. „
NaCl KNO_3 > 20	3. „	0,4 „	15. „	1,1 „	2,5. „
NaCl KNO_3 > 30	7. „	0,2 „	—	—	fast keine
KNO_3 20	2. „	0,45 „	14. „	2,1 „	3,5. „
KNO_3 30	3. „	0,3 „	—	—	3,2. „
KNO_3 40	—	—	—	—	—

Tabelle B zeigt das Verhalten von Samen, die nach längerem oder kürzerem Aufenthalt in Lösungen, die das Auskeimen verhinderten, in Wasser zurück übertragen wurden:

Tabelle B.

Nach Tagen	in $^0/_{00}$	Wurzel		Sproß		Es keimten
		1. Auftreten	erreichte Größe	1. Auftreten	erreichte Größe	
7	NaCl 30	1. Tag	unbeschränkt	3. Tag	unbeschränkt	3,5. Teil
25	NaCl 30	1. „	„	6. „	„	10. „
40	NaCl 30	2. „	verkümmert	—	—	12. „
7	NaCl 40	1. „	unbeschränkt	3. „	unbeschränkt	2. „
19	NaCl 40	1. „	„	5. „	„	2,2. „
28	NaCl 40	1. „	„	7. „	„	5,5. „
7	NaCl 50	1. „	„	3. „	„	3,4. „
19	NaCl 50	1. „	„	6. „	„	4,5. „
28	NaCl 50	2. „	verkümmert	—	—	1,9. „
11	NaCl KNO_3 > 30	1. „	unbeschränkt	3. „	unbeschränkt	5,1. „

Im Allgemeinen ist zu bemerken, daß nur das Auskeimen und die erste Bildung von Sproß und Wurzel beobachtet wurde. Weiterwachstum ließ die Versuchsanordnung nicht zu.

Aus den beiden Zusammenstellungen läßt sich entnehmen:

Salpeter und Spalpeter + Kochsalz lassen bei 20‰ noch normale Anlage von Sproß und Wurzel zu, für Kochsalz allein sinkt die Grenze bis 10‰. Jegliche Keimung verhindern 30‰ Kochsalz, 40‰ Salpeter.

Der Prozentsatz der ausgekeimten Samen bleibt in allen Fällen annähernd gleich. Es scheint also die schädigende Wirkung der Konzentration ganz plötzlich aufzutreten, ohne langsame Übergänge zu machen. Deutlich bemerkbar jedoch macht sich ihre immer stärker hemmende Kraft in der absinkenden Geschwindigkeit der Keimung, der Größe von Wurzel und Sproß der Keimpflanzen. Reihe 3 und 5 enthalten die Maße.

Interessant ist die in Tabelle B festgelegte Tatsache, daß die Einwirkung von 30—50‰ Kochsalz innerhalb gewisser Zeitgrenzen eine nur hemmende, nicht schädigende ist. Werden die in solchen Salzlösungen vorbehandelten Samen in Wasser übertragen, so sind sie sowohl in der Schnelligkeit des Auskeimens, in der Lebenskraft der kleinen Pflänzchen, als auch im Keimprozent den direkt im Wasser ausgesäeten überlegen.

Diese Versuche lehren, daß Chenopodien-Samen einen Aufenthalt in Salzlösungen von 50‰ (ich zweifle nicht, daß auch noch höhere Konzentrationen bei entsprechend kürzerer Zeit ertragen würden!) gesund überstehen, ja sogar eine Förderung dabei erfahren, wenn rechtzeitig für Verdünnung der Lösung gesorgt wird.

Angaben von Storp über den Einfluß des Kochsalzes auf die Keimung der Gerste lassen die Widerstandskraft der Chenopodiumsamen besonders auffallend erscheinen. Nur 0,1‰ Na Cl gab normale Entwickelung. Alle höheren wirken hemmend; schon bei 5‰ (seiner höchsten Konzentration) ist das Keimprozent, mit Wasser verglichen, auf den 14. Teil gesunken, die Keimung um 8 Tage verzögert und die wenigen Blattkeime 5 mal kürzer, als die normalen.

Einige wenige Versuche habe ich mit Rhizomen von *Rumex* vorgenommen. Sie wurden nach mehrtägiger Behandlung mit KNO_3-Lösungen der Weiterentwicklung in Erde oder Wasser überlassen. So glückte es, an Rhizomstücken noch gesunde, wenn auch anfangs schwächliche Blattbildung hervorzurufen, nach dem sie 8 Tage lang in KNO_3 40‰ gelegen hatten. Über die Mengen des tatsächlich aufgenommenen Salzes und die osmotischen Verhältnisse innerhalb des Rhizoms kann ich keine Angaben machen.

Die beiden letzten Resultate weisen darauf hin, daß man zur Erklärung der Ernährungsverhältnisse von Ruderalpflanzen auch ihre Fortpflanzungsmöglichkeiten heranziehen muß. Ich meine, vorübergehende Anhäufung osmotisch wirksamer Substanz ruft an Samen und Rhizomen keine zerstörende Wirkung hervor. So sind sie, im Gegensatz zur großen Mehrzahl der übrigen Pflanzen, befähigt, diese Hemmungsperiode zu überdauern und bessere Be-

dingungen abzuwarten. Die hier vorausgesetzten Schwankungen in der Nährtoffkonzentration sind an den beschriebenen Standorten durch den ersten besten Regenguß gegeben.

Im Zusammenhang wäre demnach über das Verhalten von Läger- und Ruderalpflanzen gegen hohe osmotische Drucke zu bemerken: Im Vergleich mit Bewohnern normaler Standorte weisen sie eine größere Widerstandsfähigkeit gegen osmotische Drucke auf, wie sie zahlenmäßig in den Tabellen niedergelegt ist. Welche Rolle dabei die Turgorkraft der Zellen spielt und in welcher Weise sie sich den äußeren osmotischen Verhältnissen anpaßt, soll im letzten Kapitel abgehandelt werden. Hier wäre nur noch festzustellen, daß die Hauptbetonung auf das Wort Ertragen hoher Konzentration zu legen ist. Das bedeutet: Die Schädigung ist nur zeitlich mehr oder weniger hinausgeschoben, der Zeitpunkt ihres Auftretens läßt sich durch vorsichtige Übertragung immer weiter hinausrücken, nicht aber läßt sie die Frage dahin beantworten, daß der hohe Druck des Substrats ein bedingender Faktor des Gedeihens sei.

Die Fähigkeit von Ruderalpflanzen, auch in hohen Nährstoffkonzentrationen eine gewisse Zeit zu überdauern, muß bedingt sein durch die Turgorzunahme in ihren Zellen, mit der sie auf die äußere Druckzunahme reagieren. Um genauen Aufschluß darüber zu erlangen, wurden die Drucke sowohl der Nährlösung, als der Pflanzenzelle einer Messung unterworfen.

4. **Osmotische Drucke der Nährlösungen.**

Um die osmotischen Drucke der einzelnen Nährlösungs-Konzentrationen kennen zu lernen, bestimmte ich mit dem Beckmannschen Thermometer die jeweilige Erniedrigung des Gefrierpunktes. Diese Methode ist einfach und gibt verläßliche Resultate, während die Berechnung mittels Dissoziations-Koeffizienten bei so zusammengesetzten Lösungen wie der Knop'schen kaum ausführbar ist.

Eine Gefrierpunkterniedrigung ($\triangle$) von 1° C entspricht einem osmotischen Druck von 12,05 Atmosphären. Für eine Durchschnittstemperatur von 20° (in der die Versuche ausgeführt wurden) gibt folgende Formel die Werte: $p = 12{,}05 \triangle \frac{273 + 20}{273 - \triangle}$ da der osmotische Druck der absoluten Temperatur proportional ist. Vom $\triangle$ im Nenner sehe ich ab, da die kleine, dadurch bewirkte Veränderung hier keine Rolle spielt.

Tabelle A enthält die Gefrierpunkterniedrigungen, die Drucke für 0° und 20°. Tabelle B schiebe ich nur ein, um die osmotische Stellung der Knop'schen Nährlösung innerhalb anderer Salzlösungen anzudeuten. Die von mir mit den 3 genannten Salzen angesetzten Kulturen hatten sich bald als zwecklos für die Fragestellung erwiesen, da die chemische Giftwirkung alle andern Einflüsse überwog. Am schädlichsten wirkte NH_4NO_3, während $Ca(NO_3)_2$ und

KNO_3 bis zu 15‰ noch wochenlang von *Tussilago* und *Rumex* ertragen wurden.

Tabelle A.

Konzentrationen (Knop'sche Lösung) ‰	△ ⁰	Drucke At bei 0°	Drucke At bei 20°
2	0.075	0.904	0.970
5	0.142	1.711	1.836
8	0.190	2.389	2.456
10	0.275	3.814	3.556
15	0.421	5.073	5.443
20	0.560	6.748	7.241
25	0.650	7.832	8.504
30	0.741	8.929	9.581
35	0.876	10.556	11.326
40	1.012	12.195	13.085

Tabelle B.

Salzlösung ‰	△ ⁰	Drucke At. bei 20°
5 KNO_3	0.192	2.476
5 NH_4NO_3	0.161	2.082
5 Knop	0.142	1.836
5 $Ca(NO_3)_2$	0.110	1.422
10 KNO_3	0.390	5.043
10 NH_4NO_3	0.291	3.622
10 Knop	0.275	3.556
10 $Ca(NO_3)_2$	0.223	2.883
15 KNO_3	0.466	6.025
15 Knop	0.421	5.443

Bei gleichem prozentualen Gehalt hat demnach Salpeter den höchsten Druck; es folgen Ammonnitrat, Knop und schließlich Calciumnitrat.

5. **Osmotische Drucke in den Zellen.**

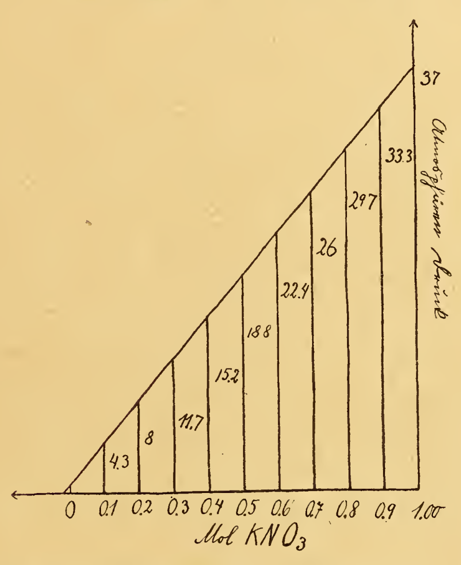
Auf plasmolytischem Wege wurde dann der Druck innerhalb der Pflanzen gemessen. Feine Oberflächenschnitte, also die Epidermiszellen der Blattrippen, dienten als Objekt. Die Beobachtung genau derselben Gewebe an ein und derselben Stelle möglichst gleichaltriger Blätter bürgt für die Kommensurabilität der gewonnenen Zahlen. Als Plasmolytika wurden Rohrzucker und Salpeter

verwandt, hergestellt in Lösungen von 1 Gramm-Molekül-Substanz im Liter Lösung und dann mit der Bürette verdünnt. Die Messungen wurden öfters wiederholt, da bekanntlich das erste Eintreten der Plasmolyse bei manchen Objekten nicht gleich zweifellos festzustellen ist.

Bevor ich die gewonnenen Zahlen tabellarisch zusammenstelle, möchte ich in Kürze den Gang ihrer Berechnung angeben, den ich aus Renners Schrift „Über Berechnung des osmotischen Druckes“ entnehme:

1. KNO_3.

Für 1 Mol Salpeter im Liter wird bei 18° ein Druck von 37 Atmosphären veranschlagt, für 0,1 Mol 4,3 Atmosphären.



Die dazwischenliegenden Werte gewinne ich durch graphische Darstellung. Die durch die 2 Punkte 37 und 4,3 festgelegte Kurve fällt annähernd mit einer geraden Linie zusammen. Ich kann daher die kleinen Wertsteigerungen, die sich für die Werte bis zirka 0,5 ergeben würden, vernachlässigen.

Die Salpeterwerte zwischen 1 und 2 Mol entnehme ich Fittings Arbeit (Seite 237).

2. Zucker.

Diese Berechnung gestaltet sich komplizierter. Das hohe Molekular- und das geringe spezifische Gewicht dieses Körpers (m = 342, s = 1,6) bringen es mit sich, daß der Unterschied zwischen einer volum- und einer gewichtsnormalen Lösung sehr groß ist. Da (wie früher angegeben) die Rohrzucker-Lösungeu aus technischen Gründen volumnormal hergestellt werden, muß ihr Gehalt in Gewichtsnormalitäten umgerechnet werden. Es dient dazu die Formel: $mg = \frac{m \, . \, 1000}{1000 - 214 \, m,}$ worin m die Gramm-

moleküle im Liter Lösung bezeichnet, 214 das Volumen von 1 Mal Rohrzucker (aus $\frac{m}{s} = \frac{342}{1.6} = 214$), also jene Menge Wassers, die in der volumnormalen Lösung auf Gewichtsnormalität fehlt.

Die Ausrechnung zeigt, daß der Unterschied mit steigender Konzentration immer größer wird.

Die dazugehörigen Drucke ergeben sich durch Interpolation aus den zitierten Tabellen, da sich dort Werte bis 1,58 Mol berechnet finden.

Tradescantia

Substrat °/₀₀ Knop	isotonische KNO_3-Lösung in Mol.	Druck At.	Differenz zwischen Turgor und Druck der Nährlösung in At
Wasser	0.12	5	
5	0.18	7.5	5.6
8	0.19	7.7	5.24
10	0.23	9.0	5.44
12	0.23	9.0	4.68
15	0.25	9.7	4.25
20	0.32	12.4	5.15

Rumex.

Wasser	0.45	17.0	
Erde	0.42	15	
5	0.52	19.6	17.76
15	0.80	29.7	24.25
20	0.90	33.2	25.95
30	0.95	35.2	25.61
40	1.00	37.6	23.91

Chenopodium.

Wasser	0.35	13.4	
5	0.50	18.8	16.96
10	0.80	29.6	26.00
15	0.90	33.2	27.75
20	1.15	41.9	34.65
25	1.3	43.7	35.19
30	1.65	58.0	48.41
40	1.85	64.1	51.01

Rumex (Rohrzucker-Messung).

Substrat ‰	isotonische Lösung in Mol.	umgerechnet in Gewichtsnormalit.	Druck in At.	Differenz zwisch. Turgor u. Druck der Nährlösung in At.
Wasser	0.55	0.62	15.94	
Erde	0.58	0.66	17.03	
8	0.70	0.82	21.46	19
10	0.80	0.96	25.47	21.91
15	1.00	1.27	34.5	29.05
20	1.15	1.52	42.65	45 40
30	1.55	2.31	66.73	57.14

Wider Erwarten stellten sich bei Messungen mit Rohrzucker die Werte des Zellturgors höher, als bei Salpetermessungen. Das würde von der Fähigkeit des Rohzuckers zeugen, leichter ins Plasma zu diffundieren, als Salpeter, was eigentlich nicht anzunehmen ist.

Bei allen 3 untersuchten Pflanzen nimmt der osmotische Druck der Zelle mit steigender Substratkonzentration zu. Verschieden aber verhalten sie sich in Bezug auf den Überdruck, den die Zelle gegenüber dem Medium aufweist. So steigen bei *Tradescantia* die beiden osmotischen Werte parallel zu einander an, die Differenz zwischen Zelldruck und Lösungsdruck bleibt eine annähernd gleiche und beträgt im Durchschnitt 5 Atmosphären.

Ganz anders gestalten sich die Verhältnisse für *Chenopodium* — das schon bei niederen Konzentrationen und in Wasser allein kultiviert, bedeutend höheren Turgor aufweist, als *Tradescantia*; hier nimmt der Überdruck nämlich mit steigender Konzentration ständig zu und erreicht bei 40‰ einen Wert von 51 Atmosphären. *)

Rumex steht zwischen den beiden. Die Überregulation geht nicht weiter, als bis 25,9 Atmosphären; dann tritt ein Kleinerwerden der Differenzen ein.

Vergleicht man diese Resultate mit der Zusammenstellung bei Stange, so fallen zuerst seine niederen Höchstdrucke von 0,6 Mol auf, die er an seinen Versuchspflanzen *(Triticum, Lupinus,* etc.) erzielte. Die in viel engeren Zahlengrenzen gewonnenen theoretischen Anschauungen aber stimmen genau mit *Chenopodium* überein; sowohl in Bezug auf die „Überregulation", als auch auf das Steigen der Intensität der Turgeszenz mit der Konzentration.

Ein Zurückgehen des Überdruckes bei hohen Konzentrationen, wie *Rumex* es bei 30‰ Knop zeigt, findet eine Parallele in seinen Kochsalzkulturen von *Plantago maritima, Cochlearia* etc., die auch bei 29‰ Na Cl + 2‰ Knop Abnahme der Differenz

*) Wie früher angegeben, werden diese beiden höchsten Konzentrationen von 30 und 40‰ Knop nur nach langsamer Anpassung durch Übertragung ausgehalten. Die Abnahme der Überregulation hängt vielleicht damit zusammen.

aufweist. Der hier in Kochsalz gemessene Druck von 0,9 Mol Na Cl stimmt ungefähr mit meinen 0,95 Mol KNO_3 überein. Diese Gegenüberstellung mit einer typischen Salzpflanze läßt die osmotischen Fähigkeiten der Ruderalpflanze klar an den Tag treten.

Die an Wurzeln ausgeführten plasmolytischen Messungen zeigten durchgängig niederen Druck, als die Zellen der Blattrippe. Diese Tatsache wurde auch von Hannig konstatiert, der daraus auf ein Druckgefälle durch den ganzen Pflanzenkörper schließt. Die Wurzel weist jedoch noch immer höhere osmotische Werte auf, als die umgebende Nährlösung, so daß keine Gefahr besteht, daß ihren Zellen Wasser entrissen werden könnte.

6. Transpiration.

Das Vorhandensein des eben erwähnten Gefälles vom Blatt zur Wurzel scheint umso nötiger, als die saugende Kraft des Transpirationsstromes nur eine minimale sein kann. Es zeigte sich nämlich, daß die Spaltöffnungen der Blätter bei Kultur in Wasser, Erde und 5‰ Knop offen, bei 10‰ größtenteils und weiter oben vollständig geschlossen waren. Also ist bei den höheren Konzentrationen der Feuchtigkeitsverlust minimal. Die Untersuchung der Stomata wurde nach Molischs Methode mit absolutem Alkohol ausgeführt, von mikroskopischer Kontrolle begleitet.

Um weitere Aufschlüsse über den Zusammenhang zwischen Konzentration und Transpiration zu erhalten, setzte ich *Rumex* und *Chenopodium* unter gutschließenden Glasglocken an, unter denen bald eine sehr warme, wasserdampfgesättigte Atmosphäre herrschte, wie das niedergeschlagene Kondenswasser bewies. Diese Kulturen zeigten folgende Eigentümlichkeiten:

1. Die Unterschiede zwischen den Pflanzen hoher und niederer Konzentration verwischen sich. Wurzelwachstum ist relativ schwach. Die Blätter von *Rumex* zeigen zarte Struktur, helle Farbe und wachsen schnell; besonders die Blattstiele weisen beträchtliche Länge auf. Drei Kulturen in 3, 10 und 20‰ wiesen ähnlichen Habitus auf. *Chenopodium* zeichnet sich durch kräftige Sproßbildung aus — ich hielt hier nur die höchsten Konzentrationen unter Glocken. Alle diese Exemplare erhielten sich auffallend lange in gesundem Wachstum, wodurch sie deutlich von den in freier Luft kultivierten abstachen.

2. Die Spaltöffnungen stehen samt und sonders offen.

Als 3. Punkt stellt sich die Höhe des Turgors in Gegensatz zu den gewöhnlichen Kulturen — er ist bedeutend niedriger. Als Beispiel gebe ich einige Zahlen von *Chenopodium:*

Knop 30‰	1,65 Mol	(3 Wochen Kultur)
„ (Glocke)	0,8 „	(40 Tage Kultur)

oder

Knop 40‰	1,85 Mol	(2 Wochen Kultur)
„ (Glocke)	0,90 „	(30 Tage Kultur)

Beim Entfernen der Glocke steigt der osmotische Druck. Er wurde bei diesem letzten Exemplar nach 3 Tagen mit 1,4 festgestellt — dann erfolgte Absterben der Pflanze. Die nicht ganz

eindeutigen Resultate der Spaltöffnungsuntersuchung weisen auf verschieden rasches, aber unbedingt eintretendes Schließen hin.

Die Zahlen bedeuten, daß der Turgor der Glockenkulturen mit 30—40‰ Kulturen von 10 höchstens 15‰ Knop entspricht. Die Konzentration hat also nur zum Teil Einfluß auf die Pflanze genommen. Die schützende Wirkung der Glockenkulturen hätte man sich wohl in folgender Weise zu erklären: die feuchte Atmosphäre schließt die Transpiration aus; die offenen Stomata sind nur ein Beweis der geringen osmotischen Spannung innerhalb der Zellen. Im Gegenteil, die Blätter nehmen Feuchtigkeit aus der Luft auf und vermögen in dem eintretenden starken Wachstum, die ihnen zugeführten Salze gleich zu verwenden. Der weitaus größere Teil jedoch bleibt in den Wurzeln stecken, bedingt durch das Fehlen der großen Druckdifferenzen, die in den anderen Kulturen ihre saugende Wirkung ausübten. Das langsame und schwächliche Wachstum der Wurzeln und ihr früheres Absterben zeigen, daß sie viel stärker, als der Sproß der schädigenden Wirkung der Nährlösung ausgesetzt sind.

Es bleibt noch die Frage offen, auf welche Weise die Turgorsteigerung in den Zellen bewirkt wird. Nach meinen Beobachtungen möchte ich, sowohl die durch die Wachstumsverzögerung in den einzelnen Zellen länger festgehaltenen Assimilate, als auch die direkt aus dem Substrat aufgenommenen Salze dafür verantwortlich machen. Die Ansicht, daß Wachstumsveränderungen regulierend auf den Turgor wirken, ist z. B. von Copeland vertreten worden. Ich erinnere auch an die in Moosprotonemen stattfindende Anhäufung von Stärke und Chlorophyll, manchmal auch Öl, die durch langsames Wachsen bedingt ist.

Die reichliche Aufnahme von Salzen ist durch folgende Beobachtungen wahrscheinlich gemacht: 1. Beim Einsetzen von *Rumex* aus reinem Wasser in Konzentrationen bis 25‰ läßt sich völliges Gleichbleiben der Wurzeln beobachten, höchstens ein rasch vorübergehendes Nachlassen ihrer Turgeszenz. Eine so rasche Adaption der Zelle an den hohen Außendruck aus eigenen Mitteln, ohne Aufnahme osmotisch wirksamer Substanz von außen, scheint mir ausgeschlossen.

2. Den Gehalt von Salpeter konnte ich in den Blattstielen von *Rumex* (am auffallendsten in den Leitbündeln) mittels der Diphenylaminschwefelsäure-Reaktion deutlich feststellen — die Blaufärbung wurde mit steigender Konzentration immer intensiver. Ferner wurde beobachtet, daß viele der in hoher Konzentration absterbenden Blätter mit einer mehr oder weniger deutlichen Kruste von Salzkristallen bedeckt waren.

Auffallend ist die Tatsache, daß ganze Wurzelstöcke noch lange gesund und kräftig blieben, während im Sprosse schon längst die schädigende Wirkung der hohen Nährlösungskonzentrationen begonnen hatte. Auch diese Erscheinung läßt sich in dem Sinne deuten, daß die aufgenommenen Salze nicht in der Wurzel bleiben, sondern sofort nach oben weitergeschafft werden. So erklären sich die großen Überdrucke der Blattzellen, die die Ursache ihesr schließlichen Absterbens werden.

Quantitative Angaben über den Aschengehalt der kultivierten Pflanzen auf analytischem Wege habe ich nicht gewonnen. Copeland hat auf diese Weise die reichliche Aufnahme von Kalium als Turgorsteigerer erkannt. Stange stellte ebenfalls Zunahme des Aschengehaltes fest, doch waren die gefundenen Mengen nur für einen Teil des Druckzuwachses der Zellen verantwortlich zu machen. Wieler gibt bei seinen plasmolytischen Versuchen Zuckerzuwachs und Salpeteraufnahme an, die gemeinsam die plasmolysierende Wirkung hypertonischer Lösungen rückgängig machten.

Zusammenfassung der Resultate.

Die Protonemen der Laubmoose eignen sich zur Kultur in Nährlösung. Die mit verschiedenen Arten ausgeführten Versuche zeigen, daß die obere Grenze der von ihnen ertragenen Konzentrationen der Knop'schen Lösung zwischen 15‰ und 40‰ liegt. Langsame Steigerung des Salzgehaltes durch Übertragung verschiebt die Tatsachen insofern, als die auftretenden Wachstumshemmungen dabei viel geringer sind, als bei direkter Einwirkung der letzterreichten Konzentration. Die Art der durch hohen Salzgehalt bewirkten Formveränderungen am Protonema waren bei den untersuchten Moosen qualitativ gleich; quantitativ, besonders was die Membran betrifft, weichen sie von einander ab. Die verschiedene Widerstandskraft der einzelnen Arten gegen hohe Drucke sowohl, als chemische Einflüsse läßt sich mit der Beschaffenheit ihrer natürlichen Standorte in Beziehung setzen. Für *Funaria* ist diese Frage genauer erörtert.

Der Einfluß der Ernährung auf die Bildung verschiedener Stadien im Funaria-Protonem stellt sich folgendermaßen dar: Rhizoiden sind als Hungerformen aufzufassen, sie entstanden bei mangelnder Konzentration oder beim Fehlen einzelner Salze. Trennzellen sind ein Zeichen der Erschöpfung, wie sie bei Konzentrationen bis 20‰ Knop nach monatelangem, kräftigen Wachstum eintritt. Das Zerfallen des Protonemas in schizolyte, dickwandige Brutzellen ist an hohe Konzentrationen (von 25‰ aufwärts) geknüpft. Ihr Auskeimen erfolgt am raschesten bei Übertragung in sehr schwach konzentrierte Lösungen, auch Wasser. Die Fähigkeit der Zellen, Druckverminderungen zu ertragen, ist innerhalb 0‰ und 40‰ unbeschränkt. Plötzliche Steigerungen dagegen wirken abtötend, wenn sie Differenzen von 25‰ überschreiten. Die osmotische Anpassung an die jeweiligen Außendrucke offenbart sich deutlich in der verschiedenen Art und Weise, wie Pro-

tonemen mit verschiedener Vorbehandlung in ein und demselben Medium weitergedeihen.

Den beblätterten Moospflanzen wird im Allgemeinen eine größere Empfindlichkeit gegen Konzentrationssteigerungen zuzuschreiben sein. *Funaria* ließ sich bis 25‰ Knop, andere Arten dagegen nur bis 10 und 15‰ gesund erhalten. Noch eingreifender gestaltet sich die schädigende Wirkung, wenn die Pflanzen submers kultiviert werden. Es tritt da schon von 4‰ an der hemmende, schließlich zerstörende Einfluß auf den Stammvegetationspunkt ein — als dessen Folge sich Protonemarückschläge aus Sproß- und Blattzellen beobachten lassen. Direkte Umstimmung des Vegetationspunktes gelang mir nur an ganz jungen Moosknospen.

Was das Auftreten von Moospflanzen in den Protonemakulturen betrifft, so wäre zu bemerken: das Fehlen eines festen Subtrats sowohl, als der Mangel an Sauerstoff und Transpiration halten ihre Bildung unverhältnismäßig lange zurück. Die näheren Umstände ihres schließlichen Auftretens lassen annehmen, daß sie in Folge gewisser Ernährungsverhältnisse im Protonema gebildet werden. In allen untergetauchten Kulturen erreichten sowohl die darin entstandenen, als auch die hineinübertragenen Pflänzchen nur geringe Größe.

Es konnte durch zahlreiche Kulturen gezeigt werden, daß Vertreter der Ruderal- und Lägerflora im Ertragen hochkonzentrierter Nährlösungen ausdauernder sind, als Bewohner des Waldbodens etc. Besonders durch langsame Steigerung gelang es, Werte bis 30‰, ja sogar bis 40‰ für einige Zeit ohne sichtbare Störung auf die Pflanzen einwirken zu lassen. *Chenopodium* gab die besten Resultate, während sich *Rumex alpinus* durch besonders üppige Entfaltung in 15‰ und 10‰ Knop'scher Nährlösung auszeichnete.

Anatomische Veränderungen konnten nur in geringem Unfang beobachtet werder. (Wassergewebe bei *Tradescantia,* Interzellularen bei *Rumex,* Cistolythen bei *Urtica* etc.)

Versuche mit Chenopodiensamen lehren, daß sie ihre Keimfähigkeit nicht einbüßen, wenn sie mit Konzentrationen bis 50‰ NaCl und KNO_3 (die höchste, von mir angewandte Menge) vorbehandelt werden. Eine analoge Widerstandsfähigkeit von Rumex-Rhizomen gegen Salpeter läßt, mit den obigen Nährlösungskulturen zusammengestellt, folgende Deutung der Ernährungsverhältnisse der Ruderalgruppe zu: Sie vermögen in allen Entwicklungsstadien, auf andere Pflanzen ernstlich schädigend wirkende Nährstoffan-

reicherungen lange Zeit zu ertragen, und behaupten somit beim Eintritt optimaler Verhältnisse den Platz.

Messungen des osmotischen Druckes in den Blättern der kultivierten Pflanzen ergeben, daß der Zelldruck mit der Konzentration der angewandten Salzlösung steigt. Diese Zunahmen verlaufen aber nicht parallel miteinander, sondern die Differenz zwischen Turgor und Substrat wird immer größer, anders ausgedrückt: der Überdruck steigt. Die höchsten gemessenen Werte bei *Rumex* und *Chenopodium* weisen bei 37 und 64 Atmosphären einen Überdruck von 25 und 51 Atmosphären auf. Verantwortlich für den hohen Zellturgor sind einesteils die Assimilate zu machen, die infolge des verlangsamten Wachstums überreich in den Zellen der Pflanze gespeichert werden — anderseits die aus der Nährlösung aufgenommenen Salze, die schließlich das Absterben der Pflanze herbeiführen müssen.

Die den einzelnen Konzentrationen Knop'scher Nährlösung zukommenden Drucke wurden mit dem Beckmann'schen Apparat ermittelt und sind auf Seite 332 zusammengestellt.

Literaturverzeichnis.

Artari, Der Einfluß der Konzentration der Nährlösung auf einige Algen. (Pringsheims Jahrbücher. 40 u. 43.)

Benecke, W., Über die Keimung der Brutknospen bei *Lunularia cruciata*. (Botan. Zeitg. 1903.)

— Mechanismus und Biologie des Zerfalls der Conjugatenfäden in einzelne Zellen. (Pringsheims Jahrbücher. Bd. 32. 1898.)

Boas, F., Zur Physiologie einiger Moose. (Hedwigia. Bd. LIV.)

Copeland, The relation of nutrient salts to turgor. (Botanical Gazette. 24. 1897.)

Correns, Vermehrung der Laubmoose durch Brutorgane und Stecklinge.

Drabble, The relation between the osmotic strength of cell-sap and the physical envirronnement. (Biochemical Journal. 1907.)

Fitting, Osmotische Druckverhältnisse und Wasserversorgung der Wüstenpflanzen. (Zeitschr. f. Botanik. 1911.)

Frank, Chemische Reizerscheinungen bei *Chlamydomonas*. (Botan. Ztg. 62. 1904.)

Goebel, Über Jugendzustände von Pflanzen. (Flora. 1889.)

— Über Jugendformen von Pflanzen und deren künstliche Wiederhervorrufung. (Sitzber. d. bayr. Akad. d. Wiss. 1899.)

— Organographie. Teil I. S. 338, 365, 457.

— — Teil II. S. 347.

Haberlandt, G., Physiologische Pflanzenanatomie. 1909. S. 208.

Hannig, Untersuchungen über die Verteilung des osmotisches Druckes in der Pflanze in Hinsicht auf die Wasserleitung. (Ber. d. Dtsch. botan. Ges. 1912.)

Holtermann, Der Einfluß des Klimas auf den Bau der Pflanzengewebe.

Isaburo-Nagai, Physiologische Untersuchungen über Farnprothallien. (Flora. 1914.)

Klar, Technologie der Holzverkohlung. Berlin 1903.

Lesage, Recherches expérimentales sur la germination des spores du *Penicillium glaucum.* (Ann. d. scienc. natur. 1. 1895.)

Livingston, Notes on the Physiologie of *Stygeoclonium.* (Botanical Gazette. 39. 1905.)

— Change of form in green Algae. (Botanical Gazette. 30. 1900.)

Molisch, Das Offen- und Geschlossensein der Spaltöffnungen. (Ztschr. f. Botanik. 1912.)

Neger, Biologie der Pflanzen.

Nernst, Theoretische Chemie. 1895. S. 123.

Pringsheim, E., Wasserbewegung und Turgorregulation bei welkenden Pflanzen. (Pringsheims Jahrbücher. 1906.)

Raciborski, Über den Einfluß äußerer Bedingungen auf die Wachstumsweise von *Basidiobolus ranarum.* (Flora. 82. 1896. S. 107.)

Renner, Über die Berechnung des osmotischen Druckes. (Biol. Centralbl. 32. 1912. S. 8.)

Richter, A., Über die Anpassung der Süßwasseralgen an Kochsalzlösungen. (Flora. 1892.)

Richter, A. v., Über *Zygosacharomyces mellis acidi.* (Mycolog. Centralbl. Bd. I. 1912. H. 3—4.)

Ritter, Über Kugelhefe und Riesenzellen bei einigen Mucoraceen. (Ber. d. Deutsch. botan. Ges. 25. 1907. S. 253.)

Rosenberg, Über die Transpiration der Halophyten. (Ofversigt af kongl. Vetenskap Akademiens Forhandlingar. 1897.)

v. Rysselberghe, Reaction osmotique des cellules végétales à la concentration du milieu. Brüssel 1899.

Schimper, Laubmoose.

Schöne, Beiträge zur Kenntnis der Keimung der Laubmoossporen und zur Biologie der Laubmoosrhizoiden. (Flora. 1902.)

Schröder, Pflanzenleben der Alpen. § 6.

Servettaz, Développement des mousses en milieux sterilisés. (Annales des sciences naturelles. 1913. 17.)

Stahl, Über künstlich hervorgerufenes Protonema an dem Sporangium der Laubmoose. (Botan. Zeitg. 1876.)

Stange, Beziehungen zwischen Substratkonzentration, Turgor und Wachstum bei einigen Phanerogamen. (Botan. Zeitg. 1892.)

Storp, Über den Einfluß von Chlornatrium auf den Boden und das Gedeihen der Pflanzen. Berlin 1883.

Tottingham, A quantitative chemical and physiological study of nutrient solutions for plant cultures. (Physiological Researches. Baltimore 1914.)

Weiler, Plasmolytische Versuche mit unverletzten Phanerogamen-Pflanzen. (Pringsheims Jahrb. V. 1887.)

Westerdijk, Regeneration der Laubmoose. (Recueil. Néerlandais.)

Vergleichende Untersuchungen über den Carotin- und Xanthophyllgehalt grüner und herbstlich gelber Blätter.

Von

Elisabeth Goerrig aus Essen a. d. Ruhr.

I. Einleitung.

Veranlassung und Ziel der Untersuchungen.

Vergleichende Messungen des Carotingehaltes grüner und herbstlich gelber Blätter von *Mirabilis Jalapa*, die auf Veranlassung von Geh. Rat Correns im botanischen Institut der Universität Münster ausgeführt wurden, ergaben eine Zunahme des Carotins im vergilbten Blatt. Dies Resultat steht im Widerspruch mit den herrschenden Vorstellungen über die Ursachen der herbstlichen Vergilbung und die Vorgänge, die sich während derselben im Blatte abspielen.

Ich stellte mir daher die Aufgabe, zu untersuchen, ob das für *Mirabilis Jalapa* gefundene Verhalten auch bei anderen Pflanzenarten nachzuweisen sei und in der Carotinvermehrung eine Erscheinung vorliege, die vielleicht allgemeiner die Vorgänge während der herbstlichen Umfärbung des Laubes charakterisiere.

Die Zusammensetzung des Chloroplastenfarbstoffs aus mindestens 4 nebeneinander vorhandenen Teilpigmenten darf man wohl als heute allgemein anerkannte Tatsache ansprechen. Diese 4 Farbstoffe, 2 grüne und 2 gelbe, sind von Willstaetter[1]) und seinen Mitarbeitern in den Jahren 1906—1913 in größeren Mengen in Reinsubstanz erhalten worden. Die Frage nach ihrer chemischen Natur konnte in diesen Untersuchungen beantwortet nnd dadurch manche bislang gültige Anschauung über die das Chlorophyll zusammensetzenden Elemente als irrtümlich nachgewiesen werden. Die beiden grünen Farbstoffe, Chlorophyll a und b Willstaetters wurden als komplexe Magnesiumverbindungen erkannt und die Formel

$C^{55} H^{72} O^5 N^4 Mg$ für die blaugrüne Komponente a,
$C^{55} H^{70} O^6 N^4 Mg$ für die gelbgrüne Komponente b

[1]) Willstätter, R., u. Stoll, A., Unters. über Chlorophyll. Berlin 1913.

wahrscheinlich gemacht. Die Kohlenwasserstoffnatur des Carotins, von Zeise[1]) und Arnaud[2]) schon festgestellt, wurde von Willstaettter und Mieg[3]) bestätigt, seine Formel auf Grund des jodärmsten Jodadditionsproduktes zu $C^{40} H^{56}$ verbessert. Für das zweite gelbe Pigment, das von Willstaetter und Mieg[4]) zuerst kristallisiert erhalten wurde, ergab die Analyse die Zusammensetzung $C^{40} H^{56} O^2$. Tswett[5]), der mit Hilfe seines Adsorptionsverfahrens zu ähnlichen Teilpigmenten des Chlorophyllgemisches gelangt, faßt das Xanthophyll allerdings nicht als einheitlichen Körper, sondern als eine Gruppe von 4 sich nahestehenden Stoffen, Xanthophyll α, α', α'' und β auf. Willstaetter[6]) hält die Richtigkeit dieser Auffassung für möglich.

Von diesen also zum mindesten in der Vierzahl vorhandenen Farbstoffen schwinden im Herbst unter dem gemeinsamen Einfluß der Temperaturabnahme und eines bestimmten Reifestadiums der Blätter die beiden grünen allmählich, und das Blatt durchläuft die für seine Art charakteristischen Farbschattierungen von grün über gelb evtl. gelbrot zu braun bis schwarz, in seltenen Fällen hellgelb bis fast weiß. Die einzelnen, äußerlich wahrnehmbaren Phasen dieses Verlaufs und die gleichzeitigen anatomischen Vorgänge in den Zellen des Blattes sind in der Literatur mehrfach genau charakterisiert, so daß ich hier nur auf die Arbeiten von Kohl[7]), Stahl[8]) und Tswett[9]) zu verweisen brauche. Tswett unterscheidet beim herbstlicheu Vergilbungsvorgang die nekrobiotische Periode, während welcher das Blatt noch plasmolysierbar und als lebendes Organ der Pflanze anzusprechen ist, scharf von der postmortalen mit braunen bis schwarzen Farbtönen des abgestorbenen Blattes.

Unter Zugrundelegung dieser Einteilung Tswetts läßt sich die Zeit des Blattlebens, über welche sich vorliegende Arbeit erstreckt, als nekrobiotische Phase mit einem kurzen Ausdruck zeitlich genau umgrenzen.

Welches ist nun das Wesen der Vorgänge, deren äußerer Verlauf durch so auffallende Merkmale gekennzeichnet, sich während der nekrobiotischen Lebensperiode des Blattes vollzieht, oder mit anderen Worten, welchen Substanzen verdankt das Blatt seine herbstliche Pigmentierung, wie und wann werden diese Substanzen gebildet?

Einen Beitrag zur Beantwortung dieser Fragen zu liefern, wurden die nachfolgenden Untersuchungen angestellt.

---

[1]) Zeise, Über das Carotin. (Liebigs Ann. d. Chem. Bd. 62. 1847. S. 380–82.)

[2]) Arnaud, A., Recherches s. l. compos... (Compt. rend. 1886. p. 1121.)

[3]) [4]) Willstätter u. Mieg, Ann. d. Chem. Bd. 54. 1907. S. 1 ff.)

[5]) Tswett, M., L'état actuel d. n. conn. s. l. Chim. d. l. Chl. (Rev. générale d. Sciences. p. 23.)

[6]) Willstätter u. Stoll, Unters. über Chlorophyll. S. 235.

[7]) Kohl, F. G., Unters. über d. Carotin. S. 94 ff.

[8]) Stahl, E., Zur Biologie des Chlorophylls. S. 132 ff.

[9]) Tswett, M., Über d. Verfärbung... (Ber. d. D. bot. Ges. 1908. S. 88.)

II. Theoretischer Teil.

Drei Möglichkeiten sind bei Zustandekommen der Herbstfärbung denkbar:

1. Die gelben, herbstlichen Chromogene — denn nur auf diese beziehen sich meine Untersuchungen — sind Neubildungen und erst während der Verfärbungsperiode entstanden, oder
2. die die Gelbfärbung bedingenden Pigmente sind schon im grünen Blatt vorhanden, werden aber erst sichtbar durch das Schwinden des Grün, oder endlich
3. zu den im grünen Blatt schon vorhandenen gelben Farbstoffen treten im Herbst weitere hinzu, die den bis dahin verdeckten entweder chemisch gleich oder von ihnen verschieden sein können.

Solange das Nebeneinander grünen und gelben Farbstoffs unbekannt war, konnte natürlich nur die erste Hypothese zur Erklärung der Vergilbung herangezogen werden. Man hielt dann, der von Berzelius[1]) begründeten Auffassung folgend, das „Xantophyll" für ein Umwandlungsprodukt des „Chlorophylls", unter dem Einfluß von Kälte oder infolge eines Oxydationsvorganges aus letzterem entstanden. Aber auch, als man mit Hilfe des berühmten Krausschen Entmischungsverfahrens[2]) das gleichzeitige Vorkommen von Blattgrün und Blattgelb erkannte, blieb die Lehre von den genetischen Beziehungen beider bestehen. Man sah wie Wiesner[3]) im „Etiolin" (Carotin) die Muttersubstanz des „Chlorophylls", oder umgekehrt im Chlorophyll das Ausgangsprodukt der gelben Farbstoffe. Das Ergrünen faßten im Anschluß an Wiesner Sachsse[4]) und Lindt[5]) als Folge fortgesetzter Reduktionsprozesse auf, während für die Entstehung des Carotins aus dem Chlorophyll von den Vertretern dieser Anschauung entsprechende Oxydationsvorgänge verantwortlich gemacht werden. Am konsequentesten hat Schroetter von Kristelli[6]) den Gedanken des chemischen Zusammenhangs von Blattgrün und Blattgelb durchgeführt. Deszendierende Metamorphosen (Reduktionsvorgänge) — so sagt er in einer Arbeit „Über ein neues Vorkommen von Carotin" aus dem Jahre 1895 — führen vom Cholesterin zum Etiolin, Xanthophyll, Chlorophyll, aszendizierende (Oxydationsvorgänge) vom Chlorophyll zum Carotin und wieder zum Cholesterin.

Experimentelle Beweise ließen sich für diese Hypothesen nicht erbringen, nur spektralanalytische und mikroskopische Beobachtungen konnten als Stützen herangezogen werden. So finden wir verschiedentlich den Hinweis auf den Chlorophyllcharakter des Carotinspektrums, dessen ganz natürlichen Grund spätere Unter-

---

[1]) Berzelius, Ann. d. Chem. Bd. 21. 1837. S. 257 ff.

[2]) Kraus, G., Zur Kenntnis der Chlorophyllfarbstoffe und ihrer Verwandten. Stuttgart 1872. S. 88.

[3]) Wiesner, J., Die Entstehung d. Chlorophylls. (Sitzber. d. K. Akad. d. Wiss. Wien. Bd. 69. 1877.)

[4]) zit. nach Schrötter-Kristelli, Bot. Centralbl. Bd. 61. 1895. S. 42.)

[5]) Schrötter-Kristelli, H., Botan. Centralbl. Bd. 61. 1895. S. 43.)

suchungen in Verunreinigung des Carotins mit Chlorophyllresten entdeckt haben. Eine Ablehnung durch die neuere Literatur erfahren auch die früheren mikroskopischen Beobachtungen des „direkten Übergangs von Chlorophyll in Xanthophyllkörner“ Weiss[1]) oder der „gelben Etiolinkörper in grüne Chromotophoren“.

Fr. und G. Tobler[2]) weisen bei Besprechung der Reifeerscheinungen von *Momordica* darauf hin, daß „oberflächliche Betrachtung hier einen Zusammenhang zwischen Chlorophyll und Carotin annehmen könnte“. Genannte Forscher betonen weiterhin wiederholt, daß ein solcher Zusammenhang in Wirklichkeit nicht bestehe. Demzufolge wird neuerdings das Schwergewicht bei Erklärung der herbstlichen Verfärbung auf das Schwinden des verdeckenden Blattgrüns gelegt und — wie in der Stahlschen[3]) Arbeit — die unter 2 angeführte Möglichkeit als in der Natur realisiert angenommen. Die Frage nach dem quantitativen Verhalten der im grünen Blatt vorhandenen gelben Farbstoffe wird dabei unberücksichtigt gelassen.

Es liegen aber auch Arbeiten vor, in denen Auffassung 3 im einen oder anderen Sinne durch quantitative Messung der Farbstoffe gestützt wird.

Ein gemeinsamer Mangel vieler dieser älteren Arbeiten ist die Beachtung nur eines gelben Farbstoffs, trotzdem Stokes[4]), Sorby[5]) und Borodin[6]) längst mehrere, das Chlorophyll begleitende, gelbe Pigmente, ihre spektroskopischen Eigenschaften und ihr Verhalten bestimmten Lösungsmitteln gegenüber beobachtet hatten. Daß fast jeder Forscher den von ihm untersuchten Farbstoff besonders benannte, denselben aber mehr oder weniger unvollständig charakterisierte, macht es außerordentlich schwierig oder ganz unmöglich, ihn mit einem der heute sicher bekannten Farbstoffe zu identifizieren. Auch für die von Tammes[7]) und Kohl[8]) zusammengestellten Substanzen, die ihrer Meinung nach mit dem Carotin gleichzusetzen sind, ist nach unseren heutigen Kenntnissen der Identitätsnachweis nicht erbracht. Noch weniger sagen uns heute natürlich quantitative Bestimmungen dieser teilweise fraglichen Substanzen, und wenn Tschirch[9]), Immendorff[10]), Schroetter von Kristelli[11]) eine Zunahme des Carotins im vergilbten Blatt, Kohl[12]) eine Abnahme angibt, so ist weder

---

[1]) Weiss, A., Sitzber. d. K. Akad. Wien. Bd. 49. 1864; Bd. 51. 1866.

[2]) Tobler, Fr. u. G., Ber. d. deutsch. Bot. Ges. 1910. S. 496 ff.; 1912, S. 33 ff.)

[3]) Stahl, E., Zur Biologie des Chlorophylls. 1909. S. 133.

[4]) Stokes, G. G., Proc. of the Roy. Soc. Vol. 13. 1864. p. 144.

[5]) Sorby, H. C., Proc. of the Roy. Soc. Vol. 21. 1873. p. 442.

[6]) Borodin, J., zit. nach Willstaetter, Unt. üb. Chlor. 1913. S. 232.

[7]) Tammes, T., Flora. Bd. 87. 1900. S. 210 ff.

[8]) Kohl, F. G., Unters. üb. Carotin. 1902. S. 157 ff.

[9]) Tschirch, A., Unters. ü. d. Chlorophyll. (Landw. Jahrb. Bd. 13. 1884.)

[10]) Immendorff, Das Carotin im Pflanzenkörper. (Landw. Jahrb. Bd. 18. 1889.)

[11]) Schrötter-Kristelli, Ber. d. D. bot. Ges. Bd. 59. 1895. S. 39.)

[12]) Kohl, Unters. ü. d. Carotin. 1902. S. 108.

der eine noch der andere Befund beweisend für das tatsächliche Verhalten des Carotins bei der Herbstfärbung des Laubes.

Dank der uns namentlich von Willstaetter[1]) übermittelten genaueren Kenntnisse der Natur und Eigenschaften des Carotins und außerdem des zweiten gelben Farbstoffs, des Xanthophylls, können wir uns heute die widersprechenden Resultate früherer Arbeiten teilweise erklären.

Willstaetter und Mieg[2]) haben das Verhalten des Carotins in der viel verwendeten Krausschen Entmischung nachgeprüft und gefunden, daß es nicht möglich ist, „Carotin mit Alkohol aus Schwefelkohlenstoff (oder Petroläther und Benzol) herauszuholen". Sehr löslich fanden sie dagegen das Xanthophyll in Alkohol. Demnach müssen wir für alle nach dem Krausschen oder einem verwandten Verfahren ausgeführten Untersuchungen annehmen, daß die als Endergebnis erhaltene gelbe Lösung nicht reines Carotin, sondern überhaupt kein Carotin oder im besten Falle mit Carotin vermischtes Xantophyll enthielt. Die sehr leichte Zersetzlichkeit beider gelben Pigmente durch Säuren muß uns außerdem höchst skeptisch machen gegen alle jene Verfahren, in denen starke oder schwache Säuren zur Anwendung gelangten.

Anders ist es mit den Carotinuntersuchungen, bei denen Petroläther als Extraktionsmittel verwendet wurde. Da dieses Lösungsmittel in der Hauptsache nur das Carotin entfernt, vom Xanthophyll aber nichts, vom grünen Anteil geringe Mengen fortnimmt, eignet es sich vorzüglich dort, wo in nicht grünen Pflanzenorganen das Carotin bestimmt werden soll. Es ist also bei Lösung der Frage nach seiner Bedeutung für die Vergilbung von Wichtigkeit.

Nun verwendete Arnaud[3]) das Petrolätherverfahren zwar schon zu vergleichenden Carotinmessungen, bezog in diese vergilbte Blätter aber nicht ein. Auch Willstaetter und Mieg[4]), die die Arnaudsche Methode weiter ausbauten und zur Gewinnung größerer Mengen Carotins benutzten, beschränkten sich, der Fragestellung ihrer Untersuchung entsprechend, auf die Verarbeitung grüner Blätter.

Die vielumstrittene Frage nach der Beteiligung des Carotins an der herbstlichen Gelbfärbung des Laubes steht also noch offen, — abgesehen von der Tswettschen Beantwortung[5]), auf die ich gleich zurückkommen werde. Da heute unsere Kenntnisse der Chloroplastenfarbstoffe auf ganz neue Grundlagen gestellt und die Methode zu ihrer Isolierung wesentlich ausgebaut und verbessert ist, sind damit günstige Vorbedingungen zu ihrer Lösung gegeben.

Von diesen Gedanken ausgehend, wurden die Carotinmessungen vorliegender Arbeit ausgeführt. Wie im Einzelnen die Extrakte hergestellt und ihr Farbstoffgehalt bestimmt wurde, ist an anderer Stelle genau angegeben.

---

[1]) [2]) Willstätter u. Mieg, Über die gelben Begleiter d. Chlorophylls. (Ann. d. Chem. Bd. 355. 1907.)

[3]) Arnaud, A., Compt. rend. T. 100. 1889. p. 151 ff.

[4]) loc. cit. S. 12 ff.

[5]) Tswett, M., Ber. d. D. bot. Ges. 26. 1908. S. 94 ff.

Leider mußten nach Fertigstellung der den ersten Teil der Arbeit bildenden Versuche diese für die Dauer fast eines Jahres unterbrochen werden, da die Beschaffung von Petroläther infolge durch den Krieg verursachter Bezugsschwierigkeiten unmöglich war. Im Herbst 1915 wurden die Untersuchungen an Blättern einer zweiten Wachstumsperiode wieder aufgenommen und als nächstliegende Ergänzung der Carotinbestimmung auch das Xanthophyll im grünen und gelben Blatt quantitativ verglichen.

Das Auftreten des Carotins als Pigment herbstlich gelber Blätter hatten — um das voraus zu nehmen — die Untersuchungen des Vorjahres in allen Fällen erwiesen. Vermehrung und Verminderung schien abhängig zu sein von der Pflanzenart. Beim größeren Teil der untersuchten Pflanzen wurde Zunahme, bei wenigen deutliche Abnahme des Carotingehaltes ihrer Blätter festgestellt. Nun ist aber schon aus dem steten gemeinsamen Auftreten von Carotin und Xanthophyll — das außer von Willstaetter[1]) von Monteverde[2]), C. A. Schunck[3]) und v. Wisselingh[4]) beobachtet wurde, — zu vermuten, daß beide Farbstoffe sich auch gemeinsam an der Herbstfärbung des Laubes beteiligen. Die immer noch kräftig gelbe Farbe mit Petroläther extrahierter, vergilbter Blätter bestätigt gewissermaßen diese Vermutung. Allerdings, die Wahrscheinlichkeit, ein oder mehrere bisher noch nicht genauer bekannte Pigmente könnten diese Färbung verursachen, ist ebenso groß. Kohl[5]) und Tswett[6]) vertreten auch auf Grund ihrer Untersuchungen letztere Ansicht. Da beide jedoch bezüglich des Carotins von den hier gefundenen Resultaten abweichende Ergebnisse erhielten, da ihre beiderseitigen Resultate sich nicht decken und schließlich ihre Methoden von den Willstaetterschen sich unterscheiden, ist eine Wiederholung vergleichender Xanthophyllmessung unter Benutzung eben dieser Willstaetterschen Methoden[7]) gerechtfertigt. Für die grünen Blätter aller von ihm untersuchten Pflanzen fand Willstaetter ein annähernd konstantes Verhältnis von Carotin zu Xanthophyll mit starkem Überwiegen des letzteren. „Auf 1 Mol Carotin treffen $1^1/_2$—2 Mol Xanthophyll.“[8]) Damit ist Kohls Behauptung: „Die beiden unzweifelhaft verbreitesten und wichtigsten Pflanzenfarbstoffe sind das α-Chlorophyll und das Carotin“[9]) widerlegt. Herbstblätter sind, wie erwähnt, von Willstaetter nicht untersucht.

Da ein Extraktionsmittel, das analog dem Verhalten des Petroläthers zum Carotin nur das Xanthophyll aus dem Blatt löst, nicht

[1]) Willstätter, R., u. Stoll, A., Unters. ü. Chlorophyll. 1913.
[2]) Monteverde, N. A., zit. nach Willstätter u. Stoll, Unters. üb. Chl. S. 232.
[3]) Tschirch, A., Ber. d. D. bot. Ges. Bd. 14. 1896. S. 76; Bd. 22. 1914. S. 414.
[4]) v. Wisselingh, C., Flora. N. F. Bd. 6. 1915. S. 371—432.
[5]) Kohl, F. G., Unters. ü. d. Carotin. 1902. S. 142 u. 158.
[6]) Tswett, M., Ber. d. D. bot. Ges. Bd. 26. 1908. S. 96 ff.
[7]) Willstätter u. Stoll, R., Unters. ü. Chlorophyll. 1913.
[8]) daselbst. S. 116.
[9]) Kohl, F. G., Unters. ü. d. Carotin. 1902. S. 158.

bekannt ist, muß zur Isolierung des Xanthophylls zunächst das Gesamtchlorophyll dem Blatt entzogen werden. Aus dieser Rohchlorophyllösung, die alle 4 Farbstoffe enthält, werden durch Verseifung die beiden grünen abgetrennt, darauf mittels einer von Willstaetter als fehlerfrei bezeichneten Methode[1]), welche sich an ältere Beobachtungen von Borodin anschließt, Carotin und Xanthophyll voneinander getrennt und jedes für sich gemessen. Dadurch kann eine Einsicht gewonnen werden in das Mengenverhältnis des Xanthophylls im grünen zu dem im vergilbten Blatt einerseits und in dasjenige von Carotin zum Xanthophyll im grünen sowohl wie im gelben Blatt andrerseits, eine Einsicht, die der zweite Teil der Arbeit erstrebt.

Hätte damit für eine beschränkte Anzahl von Pflanzen das Problem der Herbstfärbung, soweit es Carotin und Xanthophyll umschließt, eine Lösung erfahren und die eingangs unter 2 oder 3 aufgestellte Hypothese eine teilweise Bestätigung gefunden, so bliebe immer noch zu untersuchen, ob außer Carotin und Xanthophyll im herbstlich gelben Laube neue, dem grünen Blatt fremde gelbe Pigmente auftreten.

In zwei Arbeiten fand ich solche angegeben, in der heute wohl in manchen Teilen als überholt zu betrachtenden Carotinmonographie Kohls[2]) und in der neueren Mitteilung Tswetts „Über das Pigment des herbstlich vergilbten Laubes".[3]) Kohl[4]) findet, „daß sich an der Herbstfärbung der Blätter gleichzeitig beteiligen Carotin, α-Xanthophyll und β-Xanthophyll, daß ferner noch geringe Mengen eines mit Chlorophyll noch nahe verwandten gelben Pigmentes auftreten." Inwiefern Kohls „Definition des α-Xanthophylls unsicher und unexakt ist", hat Tswett[5]) dargelegt. Ich lasse dasselbe hier unberücksichtigt, ebenso wie das nicht genau bezeichnete „mit dem Chlorophyll noch nahe verwandte, gelbe Pigment." Kurz berühren möchte ich indessen das β-Xanthophyll, nach Kohls[6]) eigenen Angaben nur ein vorläufiger Sammelname „für alle wasserlöslichen, gelben Blüten-, Blatt- etc. Farbstoffe, welche nur Endabsorption am stark brechbaren Ende des Spektrums zeigen." Während an einer Stelle[7]) die Angabe gemacht wird: „Soweit ich das heute übersehen kann, ist auch der Gehalt des Herbstblattes an α- und β-Xanthophyll nicht größer als der des grünen Sommerblattes", widerspricht dem die spätere Behauptung[8]): „Der normale Chloroplast enthält viel Carotin, wenig α-Xanthophyll, wenig β-Xanthophyll. Der Chloroplast des herbstlichen Blattes enthält weniger oder ebenso viel Carotin als im grünen Blatt, wenig α-Xanthophyll, viel β

---

[1]) Willstätter, A., u. Stoll, R., Unters. ü. Chlor. 1912. S. 95.
[2]) Kohl, F. G., Unters. ü. d. Carotin. 1902.
[3]) Tswett, M., Ber. d. D. bot. Ges. 26. 1908. S. 94.
[4]) Kohl, F. G., Unt. ü. d. Carotin. 1902. S. 107.
[5]) Tswett, M., Ber. d. D. bot. Ges. 26. 1902. S. 95.
[6]) Kohl, F. G., Unters. ü. d. Carotin. 1902. S. 158.
[7]) daselbst. S. 109.
[8]) daselbst. S. 145.

Xanthophyll." Ob sich diese widersprechenden Angaben auf verschiedene Pflanzen beziehen, ist leider aus der Arbeit selbst nicht ersichtlich. Jedenfalls hat Kohl einen wasserlöslichen Farbstoff erhalten, dem er neben Carotin und Xanthophyll in gewissen Fällen eine starke Beteiligung am Zustandekommen der herbstlichen Gelbfärbung zumißt.

Einen seiner Natur nach ganz anderen Farbstoff, der aber die letztgenannte Eigenschaft mit dem β-Xanthophyll Kohls teilt, gibt Tswett[1]) an. Tswett schreibt dieser Substanz noch ungleich wirksameren Anteil an der Herbstpigmentierung zu als Kohl seinem β-Xanthophyll, denn er macht dieses „Herbstxanthophyll — bis auf Spuren der normalen Farbstoffe des grünen Blattes — allein für die Färbung vergilbter Blätter verantwortlich. In Substanz erhalten hat Tswett diesen Farbstoff nicht, er schließt nur auf ihn, weil die aus vergilbten Blättern erhaltenen petrolätherischen oder alkoholischen Extrakte bei der Prüfung auf Carotin und Xanthophyll in der Krausschen Entmischung und der Adsorption durch $CaCO^3$ Eigenschaften aufwiesen, die er einesteils nur am Carotin, andernteils nur am Xanthophyll beobachtet hatte. Darum, schließt Tswett, kann dieser Farbstoff weder Carotin noch Xanthophyll sein. Er vermutet in ihm ein Zersetzungsprodukt beider oder allein der Xanthophylle. Die in Aussicht gestellte, ausführliche Veröffentlichung hierüber ist meines Wissens nicht erschienen. Von ihr dürfen wir nähere Charakterisierung dieses „Herbstxanthophylls" erwarten. Spektroskopisch untersucht zeigte das Herbstxanthophyll 3 hinter F gelegene Adsorptionsbänder, die in ihrer Lage etwas variabel waren. Tswett schloß daraus auf Nicht-Einheitlichkeit des von ihm entdeckten Farbstoffes. Das Vorhandensein wasserlöslicher, gelber Farbstoffe im lebenden Herbstblatt streitet Tswett ab, da er bei Abkochung von Blättern mit destilliertem Wasser nie gelbe Lösungen erhielt, diese Lösungen bei Zusatz von Kalilauge aber sofort intensiv goldgelbe Farbe annahmen. Die von anderen Forschern beobachteten wasserlöslichen Farbstoffe — hierunter fiele dann auch das β-Xanthophyll Kohls — bezeichnet Tswett als Kunstprodukte. Bei der postmortalen Verfärbung des vergilbten Laubes schreibt er diesen bis dahin farblosen Stoffen die Hauptrolle zu.

Fast übereinstimmend hiermit erklärte Berzelius[2]) 1837 „die auf das Gelb folgende braune Farbe", die „aus einem im Blatt enthaltenen anfangs farblosen Extrakt entsteht, der nach Desorganisation der Epidermis durch Einwirkung des Sauerstoffs braun wird."

Ich erwähne diese Tatsachen, weil ich bei meinen Untersuchungen in den Acetonauszügen gelber Blätter ebenfalls beträchtliche Mengen von Farbstoffen fand, die nicht als Carotin oder Xanthophyll anzusprechen sind. Ich muß sie aber als wasser-

---

[1]) Tswett, M., Ber. d. D. bot. Ges. Bd. 26. 1908. S. 100.
[2]) Berzelius, Ann. d. Chem. Bd. 21. 1837. S. 257 ff.

löslich resp. in sehr stark verdünntem Aceton löslich bezeichnen und als ohne Zusatz von Kalilauge gelb bis gelbbraun gefärbt. Da ich die Extraktion stets mit hochprozentigem Aceton ausführte, könnte der Einwand erhoben werden, die mit dem Aceton ausgewaschenen gelben Farbstoffe seien erst durch Einwirkung des Lösungsmittels auf die Chloroplastenpigmente abgespalten worden. Durch ein paar orientierende Versuche überzeugte ich mich, daß auch Leitungswasser oder destilliertes Wasser Blattmehlen, — wie ich sie im allgemeinen zu den Versuchen verwendete, — gelbe bis gelbbraune Farbstoffe zu entziehen vermögen. Ich setzte 3 gr. Blattmehle gelber und grüner Blätter mit jeweils 50 ccm Leitungswasser, destilliertem Wasser oder 10 %igem Aceton in der Kälte an. In jedem Falle war das Lösungsmittel nach eintägigem Stehen sehr deutlich, z. T. stark angefärbt. Die intensivste Färbung hatte die Acetonlösung. Die Extrakte mit Leitungswasser oder destilliertem Wasser waren etwas schwächer angefärbt, untereinander differierten sie in der Farbe so gut wie garnicht. Diese wasserlöslichen Pigmente wurden von mir nicht näher untersucht. Ich habe nur, wie das die Versuchsprotokolle zeigen, bei den Analysen des zweiten Teils der Arbeit ganz grob ihre jeweilige Menge bestimmt durch Angabe ihrer Farbstärke in stets gleichmäßiger Verdünnung. Was ich damit bezweckte, und was auch selbst aus diesen recht ungenauen Angaben in die Augen springt, ist der Hinweis auf die in vielen Fällen geringe Bedeutung des Carotins und Xanthophylls für die herbstliche Gelbfärbung. Allerdings habe ich, im Gegensatz zu Tswett, immer gut meßbare Mengen beider Farbstoffe in den vergilbten Blättern gefunden, Mengen, die sich nicht als nur aus den Spaltöffnungszellen stammend erklären lassen, wie Tswett das für die „Spuren“ von Carotin und Xanthophyll angibt, die er im herbstlich gelben Laube feststellte.[1])

III. Die Arbeitsmethoden und die Auswahl des Versuchmaterials.

Die Arbeitsmethoden sind, wie verschiedentlich angedeutet, von Willstaetter übernommen und, soweit das die Einrichtungen des hiesigen Laboratoriums ermöglichten, genau befolgt. Ihre erheblichen Vorzüge den alten Verfahren gegenüber liegen nach verschiedenen Richtungen. Zunächst werden während des ganzen Verlaufs der Analysen Säuren und hohe Temperaturen vermieden, um Zersetzungen der Farbstoffe vorzubeugen. Dann bringt die Verarbeitung der Blätter in Form von Blattmehlen und ihre Extraktion auf der Nutsche mit wasserhaltigem Aceton eine Ersparnis an größeren Gefäßen und an Extraktionsflüssigkeit und ein schnelles und vollständiges Ausziehen der unveränderten Farbstoffe mit sich. Die Abscheidung der Chlorophylle aus vom Aceton be-

[1]) Tswett, M., Ber. d. D. bot. Ges. Bd. 26. 1908. S. 100.

freiter, ätherischer Lösung nach ihrer Überführung in wasserlösliche Alkalisalze und die Trennung der gereinigten, gelben Farbstoffe auf Grund ihres gegensätzlichen Verhaltens gegenüber Alkohol und Petroläther sind im Prinzip keine Neuentdeckungen Willstaetters. Die Technik dieser Verfahren aber wurde von ihm und seinen Schülern ganz genau ausgearbeitet und vervollkommnet, alle Einzelheiten derselben auf ihre Brauchbarkeit geprüft, auf Fehlerquellen aufmerksam gemacht. (Willstaetter u. Stoll: Untersuchungen über Chlorophyll, Methoden und Ergebnisse. Kapitel II bis IV.)

Bei Benutzung der Methoden, denen somit von berufener chemischer Seite gute Ergebnisse gewährleistet sind, wurde darauf geachtet, daß auch die vom botanischen Standpunkt aus zu fordernden Vorbedingungen für die Erzielung verwendbarer Resultate erfüllt waren. Um Verschiedenheit der äußeren Versuchsbedingungen und subjektive Beeinflussung des Analysenverlaufs bei Versuch und Gegenversuch auszuschalten, gelangten zusammengehörige Objekte immer gleichzeitig und nebeneinander zur Verarbeitung. Für Versuchs- und Kontrollversuchspaare konnten, da ein Zimmer mit konstanter Temperatur nicht zur Verfügung stand, keine genau gleichen, äußeren Bedingungen geschaffen werden. Ich glaube jedoch nicht, daß die im Laboratorium herrschenden Tagesschwankungen die Resultate irgendwie beeinflußt haben. Vor direktem Sonnenlicht waren Blattmehle und Lösungen natürlich immer geschützt.

Zur Erreichung eindeutiger Vergleichswerte bei Versuchspaaren müssen schon aus theoretischen Gründen neben vollständiger Gleichheit der Außenbedingungen und der Arbeitsweise vornehmlich Übereinstimmung aller Faktoren des Wachstums und Entwicklungszustandes der analysierten Blätter gefordert werden.

Mag man der von Wiesner[1] begründeten und von Kraus[2], Pfeffer[3], Timiriazeff[4], Kohl[5] und Iwanowski[6] vertretenen Lehre von der ständigen Zerstörung und Neubildung des Chloroplastenfarbstoffs zustimmend oder ablehnend gegenüber stehen, eine quantitative Beeinflussung des von der lebenden Zelle gebildeten Farbstoffs durch äußere Faktoren wird jedenfalls zugestanden werden. Die Größe dieses Einflusses, soweit überhaupt Untersuchungen über die einzelnen hier in Betracht kommenden Faktoren vorliegen, wird sehr verschieden bewertet. Innerhalb der Arbeiten der letzten Jahre vertreten Willstaetter) und Marchlewski[7]) die am stärksten voneinander abweichenden Ansichten.

Willstaetter findet eine „wider Erwarten große, wenngleich

[1]) Wiesner, J., Pogg. Ann. 1874; Flora. 1874.
[2]) Kraus, C., Flora. N. R. Bd. 33. 1875.
[3]) Pfeffer, Physiologie. S. 318.
[4]) Kohl, F. G., Unters. ü. d. Carotin. 1902. S. 111.
[5]) Timiriazeff, zit. nach Kohl, S. 129.
[6]) Iwanowski, Ber. d. D. bot. Ges. Bd. 31. 1913. S. 600—613.
[7]) Marchlewski, Biochem. Ztschr. Bd. 57. 1913. S. 323—430.

nicht genaue Konstanz der Farbstoffe bei verschiedenen Pflanzen und unter verschiedenen Wachstumsbedingungen, eine Konstanz, die im Verhältnis der beiden grünen Komponenten noch um ein Geringes deutlicher in die Erscheinung tritt als bei den zwei gelben." „Der Gehalt an gelben Farbstoffen, worüber noch gar keine Angaben vorliegen, bewegt sich in engen Grenzen. Er beträgt nämlich bei den geprüften Pflanzen zwischen 0,1 und 0,2 % vom Trockengewicht." „Die Tageszeit übt gar keinen Einfluß aus. Einzig das Licht vermag erhebliche Ausschläge im Farbstoffgehalt der Blätter hervorzurufen." Folgende Zahlen, die einer Tabelle von Willstaetter entnommen sind, geben ein Bild von der Größe der Schwankungen.

Gehalt der Blätter an gelben Farbstoffen:

Pflanze	Mengen in gr in 1 kg	Carotin		Xanthophyll	
		Lichtblätter	Schattenblätter	Lichtblätter	Schattenblätter
Sambucus nigra	trockener Bl.	0,52	0,38	0,95	1,18
	frischer Bl.	0,145	0,063	0,262	0,192
Aesculus Hippocast.	trockener Bl.	0,79	0,37	1,24	1,11
	frischer Bl.	0,298	0,093	0,466	0,279
Platanus acerifolia	trockener Bl.	0,43	0,51	0,92	0,15
	frischer Bl.	0,152	0,127	0,323	0,311
Fagus silvatica	trockener Bl.	—	0,35	—	0,68
	frischer Bl.	0,186	0,131	0,302	0,252

Demgegenüber fanden C. A. Jacobsen und L. Marchlewski[1]), daß nicht nur das Licht, sondern auch die übrigen Wachstumsbedingungen, insonderheit aber die Pflanzenspezies das Verhältnis der Chlorophyllkomponenten sehr merkbar beeinflussen. Inwieweit die Unterschiede, die Marchlewski findet, in Fehlern seiner Methode, unvollständiger Extraktion usw. begründet sind, darüber kann hier kein Urteil abgegeben werden.

Mit Marchlewski beobachteten Tswett[2]) und Sorby[3]), daß die Zusammensetzung des grünen Blattfarbstoffes aus seinen beiden Komponenten wechselnd sei, und Kohl[4]) „erkennt schon durch die mikroskopische Untersuchung, daß der Carotingehalt der chlorophyllhaltigen Zelle zwischen sehr weiten Grenzen schwankt"' eine Erkenntnis, die durch seinen kolorimetrischen Vergleich alter, und junger Ampelopsis-Blätter mit einem Carotingehalt von

[1]) Marchlewski, L., u. Jacobson, C. A., Bioch. Ztschr. Bd. 39. 1912. S. 174.
[2]) Tswett, M., Ber. d. D. bot. Ges. Bd. 25. 1907. S. 396.
[3]) Sorby, Proc. Roy. Soc. Bd. 21. 1873. p. 480.
[4]) Kohl, F. G., Unters. ü. d. Carotin. 1902. S. 148.

175 : 165 keine besonders kräftige Stütze findet. Auch zu Willstaetters Carotinbestimmung in Licht- und Schattenblättern stellt sich eine solche von Kohl[1]) in gewissen Gegensatz. Er findet in

1. kontinuierlich von direktem Sonnenlicht beschienenen und
2. nur am Morgen und Abend von direkter Sonne getroffenen Blättern ein Verhältnis von 176 : 186.

Künftige Feststellung des Lichtoptimums für Carotinbildung könnte diesen scheinbaren Gegensatz vielleicht aufheben.

Im übrigen geht aus der Literatur einstimmig die ungeheuer fördernde Wirkung des Lichtes auf Entstehung und Vermehrung von Carotin hervor.

Arnaud[2]) entzog 100 gr trockener Blätter

von normal gewachsenen Bohnen 178,8 Milligr. } Carotin
- im Dunkeln - - 34,0 - }

und, wenn Elfvings[3]) Versuchsergebnisse richtig sind, kann 6 stündige Belichtung schon eine Verdoppelung des vorherigen Carotingehaltes verursachen.

Dennoch ist das Licht unerläßliche Vorausbedingung für die Carotinbildung, eine Tatsache, deren Nachweis die eben genannten Versuche Arnauds und Elfvings an erster Stelle erbringen sollten, und die Zopf[4]), Overbeck[5]) und Immendorff[6]) bestätigen konnten.

Von Elfving[7]) liegen wohl die einzigen Versuche in dieser Richtung, Angaben über die Beziehungen zwischen Temperatur und Carotinbildung vor. Das Temperaturminimum liegt, wie das Lichtminimum, beim Carotin tiefer als beim Chlorophyll. Eine Wärmemenge von 0°—2°, bei der Chlorophyllbildung vollkommen aufgehoben wird, reicht zur Carotinvermehrung noch aus, Steigerung der Temperatur wirkt stark beschleunigend auf dieselbe ein.

Der Einfluß von Pflanzenart und Entwicklungsstadium, auch wieder mit Beschränkung auf das Carotin, geht teilweise gegensätzlich zu Willstaetter aus Arnauds[8]) Untersuchungen hervor. Nach ihm können durch die verschiedenen Pflanzenspezies Schwankungen zwischen 100 – 200 Milligramm in 100 gr trockener Blätter bedingt sein. Hiermit sollen aber wohl nur die mittleren Unterschiede charakterisiert werden, denn die aus der beigegebenen Tabelle zu entnehmenden Werte weichen im Extrem bedeutend stärker voneinander ab. Es enthielten Blätter von:

---

[1]) Kohl, F. G., Unters. ü. d. Carotin. 1902. S. 148.
[2]) Arnaud, A., Compt. rend. T. 100. 1889. p. 913.
[3]) Elfving, Fr., Arb. d. bot. Inst. Würzburg. Bd. II. 1882. S. 498.
[4]) Zopf, zit. nach Kohl, Unters. ü. Carotin. S. 82.
[5]) Overbeck, daselbst.
[6]) Immendorff, daselbst.
[7]) Elfving, Arb. d. bot. Inst. Würzburg. Bd. II. 1882. S. 495.
[8]) Arnaud, A., Compt. rend. T. 109. 1888. p. 912.

Cannabis sativa, gepflückt am 18. 6., 215,9 Milligr.
Hedera helix, - - 15. 6., 50,9 -

Carotin in 100 gr Trockensubstanz.

Wie der Entwicklungszustand mit dem Carotingehalt in Beziehung steht, untersuchte Arnaud[1]) an *Urtica dioica* und *Aesculus Hippocastanum.* Er hat seine Resultate in Form von Kurven dargestellt, die in jedem Fall steileres Ansteigen bis zum Maximum zur Blütezeit — bei *Urtica* am 2. Mai, bei *Aesculus* am 4. Juni — zeigen, dann allmähliches Absteigen — wie Arnaud es angibt — bis zum Laubfall. Es liegen jedoch für die Periode des Blattlebens, die hier am meisten interessieren würde, keine Angaben vor. Die letzte Entnahme von Blättern erfolgte bei *Urtica* am 12. Juli, bei *Aesculus* am 12 August, also immerhin 1—2 Monate vor dem Verschwinden des Chlorophylls, dem äußeren Kennzeichen der erheblichen chemischen und physiologischen Änderungen, die sich im Blatte vollziehen. Die Angabe der kontinuierlichen Carotinverminderung bis zum Laubfall entbehrt also der experimentellen Grundlage gerade für die Zeit maximaler Umbildungsprozesse.

Auf eine letzte, beim Einsammeln des Versuchsmaterials zu berücksichtigende Tatsache weist Swart[2]) in seiner Arbeit: „Die Stoffwanderung in ablebenden Blättern“ hin, den veränderten Stoffwechselprozeß des, nach Entnahme einer größeren Anzahl von Blättern, an dem betreffenden Ast oder Zweig verbleibenden Laubes. Daß bei teilweiser Entlaubung die Transpiration der restierenden Blätter gesteigert wird, hat Sorauer[3]) festgestellt, und daß Steigerung der Transpiration Beschleunigung der Blattentleerung an Stärke bewirkt, ist von Saposchnikoff[4]) und Rywosch[5]) nachgewiesen worden. Da nun, sagt Swart, „die Fortschaffung der Assimilate wiederum zurückwirkt auf den Assimilationsprozeß selbst, so kann man folgerichtig schließen, daß bei wiederholter Entlaubung die übrigbleibenden Blätter eine Beeinflussung ihres gesamten Stoffwechsels aufweisen werden.“ Ob und in welcher Art sich dieser Einfluß auch auf die Chloroplastenpigmente erstreckt, ist bisher, soweit mir bekannt, noch nicht untersucht worden.

Wenn die Berücksichtigung der angeführten Tatsachen mit mehr oder weniger großer Dringlichkeit auf die Verwendung von Blättern, die unter gleichen Außenbedingungen gewachsen und und daraus folgende Beschränkung in der ersten Blattentnahme hinweist, erfordert der sehr geringe Gehalt lebender Blätter an Carotinoïden für ihren makroskopischen Nachweis in mehreren Parallelversuchen, außerdem der im Voraus nicht zu bestimmende Prozentsatz während des Trocknens unbrauchbar werdender Blätter das Einsammeln größerer Mengen Materials. Eine strenge Durch-

[1]) Arnaud, A., Compt. rend. T. 109. 1889. p. 913.
[2]) Swart, N., Die Stoffwanderg. in ablebenden Blättern. Jena 1914. S. 6.
[3]) Sorauer, Ber. d. D. bot. Ges. Bd. 21. 1903. S. 256 ff.
[4]) Saposchnikof, Ber. d. D. bot. Ges. Bd. 8. 1890. S. 233.
[5]) Rywosch, Zur Stoffwanderung im Chlorophyllgewebe. (Bot. Zeitg. 1900.)

führung der Verwertung einheitlicher Blätter war darum nicht immer möglich. Vor allem bei kleineren Pflanzen mußten dieselben in verschiedenen Entwicklungsstadien und von allen Teilen der Pflanze genommen werden. Durch entsprechende Auswahl vor dem Zerkleinern der getrockneten Blätter wurde jedoch möglichst gleichartiges Material für Versuch und Gegenversuch sichergestellt, und durch Herstellung einer größeren Menge gründlich durchgeschüttelten und vermischten Blattmehls gleiches Ausgangsmaterial für alle Analysen einer Blattsorte gewährleistet.

Spezielle Angaben über die Qualität der verarbeiteten Blätter sind jedem Versuchsprotokoll vorausgeschickt. Hier sollen nur im Allgemeinen die Richtlinien angegeben werden, nach denen die Auswahl des Materials erfolgte, und die Vorsichtsmaßregeln, die beim Einsammeln berücksichtigt wurden. Wo nichts Gegenteiliges bemerkt ist, stammen grüne und gelbe Blätter stets von demselben Pflanzenindividuum. Das Einsammeln geschah in fast allen Fällen zur gleichen Tageszeit. Die Angaben über die Witterung zeigen das Bemühen, auch in dieser Hinsicht nach Möglichkeit Fehlerquellen auszuschalten resp. anzudeuten, von welchen Möglichkeiten aus vielleicht eine kausale Erklärung der stark variierenden Carotin- und Xanthophyllmengen gefunden werden könnte, die bei verschiedenen Pflanzen in einer und bei derselben Pflanze in verschiedenen Wachstumsperioden gemessen wurden.

Es wurden jeweils zweimal Blätter entnommen:

1. grüne, kurz vor bezw. bei Beginn der herbstlichen Verfärbung, d. h. sobald sich an den ersten Blättern der betreffenden Pflanze Gelbfärbung zeigte.

2. gelbe, bei denen die Verfärbung ihren Höhepunkt, kenntlich an der Reinheit und Intensität des auftretenden Farbtons, erreicht hatte.

Unmittelbar nach dem Einsammeln wurden die Blätter in dünner Schicht locker auf mit Gaze bespannten Rahmen ausgebreitet und so bei einer Temperatur bis zu 40° im Heizraum des Kellers oder über den Heizkörpern getrocknet. In den meisten Fällen waren dazu 1—2 Tage, bei sehr derben oder stark behaarten Blättern bis zur doppelten Zeit notwendig. Während des Trocknens schützte sie Verdunkelung des Zimmers oder leichtes Überdecken vor dem Einfluß des Lichtes. Die brüchig lufttrockenen Blätter wurden in Papierhüllen locker verpackt und vor Licht und Staub möglichst geschützt in einem geheizten Raum bis zur Verarbeitung aufbewahrt. Ein Nachtrocknen vor dem Zermahlen war dann nicht mehr nötig.

Bei dieser Art des möglichst schnellen Trocknens bei nicht zu hoher Temperatur sollen sich nach Willstaetter[1]) die Blattpigmente meist nicht zersetzen. Wenn man nach dem äußeren Anschein urteilen darf, trat das bei der Mehrzahl der Blätter auch nicht ein. Sie veränderten ihre Farbe nicht bis auf das Stumpfwerden derselben infolge des Wasserverlustes. Beim Trocknen mißfarben gewordene Blätter wurden nicht verwendet. Bei *Rheum*

[1]) Willstätter, R., u. Stoll, A., Untersuch. ü. Chlorophyll. 1913 S. 55.

officinale gelang mir das Trocknen nicht. Selbst wenn jedes Blatt, ringsum frei, in aufsteigenden, warmen Luftstrom gehängt wurde, trocknete es nicht, sondern faulte nach etwa 2 Tagen.

Um den Einfluß von Temperatur und Licht während des Trocknungsprozesses zu untersuchen, trocknete ich Fagusblätter unter normalen und unter extremen Belichtungs- und Temperaturbedingungen. Ich wählte zu diesem Versuch Fagusblätter, weil diese bei allen Analysen die konstantesten Werte ergeben hatten. Von demselben Baume, der Herbst 1914 und 1915 das Material lieferte, wurde Mitte Juni 1916 eine größere Menge Blätter gepflückt, ein Teil derselben im Trockenschrank bei 90°, ein zweiter im Gewächshaus unter dem direkten Einfluß des Sonnenlichtes — das Wetter war allerdings während der Zeit vielfach kühl und trüb —, ein dritter in der Dunkelkammer bei 30°—40° getrocknet. Die drei Blattsorten, auf die gleiche, später genau angegebene Weise untersucht, zeigten folgendes Verhältnis des Carotin- und Xanthophyllgehaltes:

getrocknet bei	30° im Dunkeln	90° im Dunkeln	Zimmertemperatur Sonnenlicht
Carotin	33	25	17
Xanthophyll	59×2	28×2	55×2

Beide Farbstoffe haben unter dem Einfluß von Hitze und von direktem Sonnenlicht an Menge verloren. Xanthophyll erscheint gegen hohe Temperatur empfindlicher als Carotin, während, gegensätzlich zum Verhalten der isolierten Substanzen, das Xanthophyll innerhalb der Chloroplasten sich gegen die Wirkung des Lichtes bedeutend widerstandsfähiger zeigt als sein sauerstoff-freier Begleiter. Ob das Blatt das nach Extraktion aus demselben so ungeheuer lichtempfindliche Xanthophyll durch besondere Schutzeinrichtungen vor der zersetzenden Wirkung des Lichtes zu bewahren vermag, könnte erst durch weitere Untersuchungen wahrscheinlich gemacht werden. Obiger Versuch scheint darauf hinzudeuten. Daß hohe Temperatur und direktes Licht beim Trocknen zu vermeiden sind, machen diese Versuche genügend deutlich.

Die Verarbeitung der Blätter geschah nach Zerkleinerung derselben zu grobem Blattmehl. Die Vorteile dieses Verfahrens, die vor allem praktischer Natur sind, sind anfangs erwähnt. Allerdings wird die Zeitersparnis bei der Extraktion, die die Benutzung der Blattmehle bietet, bei Untersuchungen in kleinem Maßstabe und mit den technischen Hilfsmitteln eines botanischen Laboratoriums zum großen Teil wieder aufgehoben durch die etwas langwierige Herstellung derselben. Ich benutzte zum Zermahlen eine kleine Handmühle, wie sie von der Firma Hugershof, Leipzig, geliefert wird.

Um etwa 150 gr Blätter zu zerkleinern, waren 5—6 Stunden notwendig. Nach Abtrennung der Blattstiele, in manchen Fällen auch der Hauptrippen, mußte das Blattmaterial 4—7 mal zermahlen werden. Auch dann war das Mahlprodukt noch längst nicht staub-

fein. Es wurde nun in einem Satz „Nobbes Samensiebe für Kleeproben“ — engste Siebweite 0,5 mm — ausgeschüttelt und dabei Sorge getragen, daß die Rückstände bei grünen und gelben Blättern derselben Pflanze quantitativ gleich waren. Das auf einmal in größerer Menge hergestellte Mehl, in fest verschließbaren Flaschen im Dunkeln aufbewahrt, behielt monatelang seine Farbe unverändert bei. Die Extraktion des Carotins, dessen quantitatives Verhalten während der nekrobiotischen Phase der Verfärbung im I. Teil dieser Arbeit zu bestimmen versucht wurde, erfolgte mit Hilfe des Petrolätherverfahrens. Petroläther entzieht den Blättern nur das Carotin, daneben geringe Mengen von Chlorophyll, oder, im Falle daß gelbe Blätter vorliegen, geringe Mengen beim Verseifen sich braun färbender Pigmente. Ob es sich um einen Teil der von Tswett gefundenen, im lebenden Blatt farblosen, bei Einwirkung von Alkali schön gelben Substanzen handelt, habe ich bisher nicht näher untersucht.

Eine absolute Erschöpfung der Blattmehle an Carotin ließ sich in weitgehender Annäherung durch 15—16 stündige Extraktion von je 3 gr Blattpulver mit 40 ccm Petroläther erreichen. Die Extrakte standen im Dunkeln in luftdicht schließenden Glasgefäßen, die mehrmaliges Aufschütteln des Blattmehls ermöglichten. Das extrahierte Blattmehl wurde durch Filtration vom carotinhaltigen Petroläther getrennt und einige Male mit frischem Extraktionsmittel nachgewaschen, natürlich stets mit gleichen Mengen — etwa 5—10 ccm bei grünen und gelben Blättern. Im Scheidetrichter fand die Verseifung der kleinen Mengen mitgeführten Chlorophylls statt. Da ein Schüttelapparat zunächst nicht zur Verfügung stand, wurden die Extrakte aus gelben und grünen Blättern nach Zugabe von zuerst 10 ccm und dann noch zweimal je 5 ccm konzentrierter, methylalkoholischer Kalilauge eine halbe Stunde mit der Hand gleichzeitig kräftig geschüttelt. Vor Zugabe frischer Kalilauge floß das grünbraun gefärbte Verseifungsprodukt ab. Der Rest der Kalilauge wurde mit destilliertem Wasser sorgfältig ausgewaschen, indem einmal 50 und zweimal 25 ccm Wasser langsam zugegeben wurden unter leichtem Umschwenken des Scheidetrichterinhalts. Die restlose Durchführung des Verseifungsprozesses zeigte sich durch den auftretenden reingelben Farbton des Petroläthers und das Fehlen jeglicher Fluoreszenz an. Um beim Auswaschen das lästige Auftreten von Emulsionen zu vermeiden, läßt man Wasser immer allmählich an der Wand des Scheidetrichters entlang fließen und schwenkt langsam um, ohne zu schütteln.

Das dritte Waschwasser blieb meist farblos, im andern Falle wurde das Auswaschen fortgesetzt. Alle Spuren der Tswettschen durch Kalilauge gelb gefärbten Substanzen waren somit sicher entfernt. Um ihnen die letzten Wasserreste zu entziehen, flossen die Extrakte durch einen mit einem trockenen Filter belegten und einigen Gramm Natriumsulfat beschickten Trichter hindurch langsam in die Meßkölbchen. Das Natriumsulfat wurde von anheften-

dem Carotin durch Nachspülen mit frischem Petroläther gereinigt und die 50 ccm Kolben bis zur Marke aufgefüllt.

Der Farbstoffgehalt der fertigen Extrakte wurde auf colorimetrischem Wege ermittelt. Diese Methode, die zuerst von Arnaud[1]) zur quantitativen Bestimmung der Carotinmengen verschiedenartiger Blätter benutzt wurde, verdankt ihre hohe Brauchbarkeit dem außerordentlich starken Färbevermögen der Chloroplastenpigmente. Arnaud gibt für das von ihm benutzte Colorimeter von Duboscq einen Genauigkeitsgrad von $^{1}/_{1000000}$ gr Carotin an. Bei Untersuchungen, bei denen es wie in vorliegender Arbeit nicht auf die quantitative Bestimmung eines Stoffes im Sinne einer chemischen Analyse, sondern nur auf relative Vergleichswerte ankommt, vereinfacht die Verwendung des Colorimeters die Arbeit insofern erheblich, als sie eine Reindarstellung der zu messenden Substanz erübrigt und nur ihre vollständige Trennung von allen gefärbten Beimischungen voraussetzt. Auf das Carotin und Xanthophyll angewandt, bedeutet das: Unberücksichtigtlassen der verhältnismäßig großen Mengen von farblosen Fetten, Ölen, Schleimen etc., die bei der Extraktion vom Extraktionsmittel mit fortgeführt werden und deren letzte Spuren nur äußerst schwierig zu entfernen sind. Die Trennung von gefärbten Begleitstoffen dagegen muß sehr sorgfältig und gründlich sein. Schon minimale Verschiedenheit in der Farbnuance der zu vergleichenden Flüssigkeiten erschwert die genaue Einstellung sehr, resp. macht sie vollkommen illusorisch. Das zeigte sich namentlich bei einigen Xanthophyllösungen in lästiger Weise. Lösungen, die dem bloßen Auge vollkommen reingelb erschienen, ließen erst bei der colorimetrischen Messung eine wohl auf unvollkommene Verseifung der Chlorophylle zurückzuführende Grünstichigkeit erkennen und waren daher nicht meßbar. In der Mehrzahl dieser Fälle — jedoch nicht immer — konnte durch Wiederholung der Verseifung mit methylalkoholischer Kalilauge ein rein gelber Farbton erreicht werden.

Eine noch nicht ganz gelöste Schwierigkeit bei der Benutzung des Colorimeters zur quantitativen Vergleichung der Carotinoïde bietet die Herstellung einer Vergleichslösung. Ganz einwandfrei wäre natürlich die Verwendung einer Carotin- bezw. Xanthophylllösung von bestimmtem Gehalt, ganz einwandfrei — und darin liegt die praktische Schwierigkeit — wenn sie täglich frisch hergestellt würde. Beide Lösungen sind nämlich höchst unbeständig und werden durch das Licht sowohl als den Sauerstoff der Luft geschwächt, das Carotin langsamer, das Xanthophyll schneller — nach 2 Tagen um 5%, nach 3 Wochen um 60% (Willstaetter[2]). Die Reindarstellung dieser Substanzen, für den Chemiker schon mit erheblichem Zeitaufwand verknüpft, bietet dem Nichtchemiker so große Schwierigkeiten, daß von ihrer Benutzung abgesehen und statt dessen die von Willstaetter vorgeschlagene 2‰ Kalium-

[1]) Arnaud, A., Compt. rend. T. 109. 1889

[2]) Willstätter, R. u. Stoll, A., Unters. ü. Chlorophyll. 1913. S. 105.

bichromatlösung für Carotin und Xanthophyll benutzt wurde. Da das Colorimeter sehr geringe Unterschiede in der Stärke der Lösungen zu erkennen gestattet, ist der Farbintensitätsbereich einer Normallösung entsprechend gering, und nur Lösungen, die durch ein mäßiges Mehr oder Weniger der Farbstärke von ihr abweichen, können genau gemessen werden. Es ist daher erforderlich, die Carotin- und Xanthophyllösungen in einer Konzentration herzustellen, die für den Durchschnitt der untersuchten Blätter der 4‰ Kaliumbichromatlösung nahezu gleichwertig ist. Dazu bedurfte der Carotinextrakt einer Verdünnung auf 50 ccm, der des Xanthophylls auf 100 ccm. Beide Lösungen standen dadurch in von vornherein festgelegten und bei allen Versuchen — mit einigen noch zu besprechenden Ausnahmen — gleich großen Mengen zur Verfügung. Das bedingte die Art der Messung: Einstellung der Carotin- resp. Xanthophyllösung in mittlerer Schichthöhe von 50 mm und Messung des Farbstoffgehaltes dieser Flüssigkeitssäule durch eine gleich farbstarke Kaliumbichromatschicht. Der Farbstoffgehalt der Blattpigmentlösungen wird daher in den Tabellen durch entsprechende Kaliumbichromatwerte ausgedrückt.

Beim Xanthophyll — II. Teil der Arbeit — ist dieser Wert in Form zweier Faktoren wiedergegeben, von denen der erste die Schichthöhe der Kaliumbichromatlösung bedeutet, die 50 mm Schichthöhe der Xanthophyllösung entspricht, während der zweite angibt, wieviel mal 50 ccm der gemessenen Lösung vorhanden waren. Die beiden Faktoren durch ihr Produkt zu ersetzen, ist deshalb nicht angängig, weil die Farbintensität nicht im gleichen Verhältnis wie die Schichtdicke steigt und fällt, sondern das Verhältnis „sowohl bei gleicher Schichtdicke in verschiedenen Lösungsmitteln wie auch bei verschiedener Schichtdicke im gleichen Lösungsmittel variiert. (Willstaetter.[1])

Ich fand, daß bei

Verdünnung einer Xanthophyllösung auf 100 ccm
50 mm Schichthöhe d. Xanth.-Lsg. 82 mm $K_2Cr_2O_7$-Lsg.
Verdünnung einer Xanthophyllösung auf 200 ccm
50 mm Schichthöhe d. Xanth.-Lsg. 28 mm $K_2Cr_2O_7$-Lsg.

entsprechen.

Wenn es beispielsweise in der Tabelle heißt: Xanth. Gehalt der grünen Blätter von *Aesculus Hipp.* zu $K_2Cr_2O_7$ Lösung = 50 : 44 · 2, so soll das sagen, daß der Farbwert einer 50 mm Schicht Xanthophyllösung dem von 44 mm der $K_2Cr_2O_7$ Lösung entspricht und daß aus den 5 gr Blattmehl 2 · 50 also 100 ccm der gemessenen Xanthophyllösung extrahiert wurden.

Willstätter[2]) hat den Farbwert einer Carotin- und Xanthophylllösung von bestimmtem Gehalt — $5 . 10^5$ Mol in einem Liter
d. i. 0,0134 g Carotin in ½ Liter Petroläther
0,0142 g Xanthophyll in ½ Liter Äther

[1]) Willstätter, R., u. Stoll, A., Unters. ü. Chlorophyll. 1913. S. 105
[2]) daselbst. S. 107.

mit einer 2 ‰ $K_2Cr_2O_7$-Lösung verglichen und folgende Werte gefunden:

100 mm	Carotin-Lsg.	entsprechen	101 mm $K_2Cr_2O_7$-Lsg.
50 „	„ „	„	41 „ „
25 „	„ „	„	19 „ „
100 „	Xanthophyll-Lsg.	„	72 „ „
50 „	„ „	„	27 „ „
25 „	„ „	„	14 „ „

Die Xanthophyllösung ist, wie man aus dieser Tabelle ersieht, in jeder Schichtdicke deutlich farbschwächer als Carotin, in mittlerer — 50 mm — am relativ schwächsten.

Das verwendete Colorimeter war von der Firma Fuess, Hamburg, geliefert. Es wurde vor der Benutzung auf seine Genauigkeit geprüft durch wiederholtes Umstellen der Meßzylinder und erneutes Ablesen. Da sich dabei eine wenn auch geringe Ungenauigkeit ergab, erfolgte die Benutzung in allen Fällen gleichmäßig, d. h. es wurde die $K_2Cr_2O_7$-Lösung stets an der rechten Seite des Apparates, die Carotin- oder Xanthophyllösung stets an der linken abgelesen. Der geringe Fehler sprach dadurch bei allen Ablesungen im gleichen Sinne mit. Das Colorimeter gestattete eine Ablesung bis auf Teile eines Millimeters genau. Als Lichtquelle diente direktes Tageslicht an einem nach Nord gelegenen Fenster.

IV. Die Einzelversuche.

1. Versuche des Herbstes 1914.

Bestimmung des Carotingehaltes grüner und herbstlich gelber Blätter nach dem Petrolaetherverfahren.

I. Versuch: *Aesculus Hippocastanum.*

Alter und Standort: Etwa 80 jähriger, kräftig entwickelter Baum, in lockerem Verband mit anderen gleichhohen Bäumen stehend.

Entnahme der Blätter: Von den untersten Zweigen der S. SW. und SO. Seite, die nur bei hohem Sonnenstand direktes Licht genießen.

Zeit des Einsammelns:

der grünen Bl.:	der gelben Bl.:
Anfang Oktober 14, 12 -1 h p. m.	Ende Oktober 14, 12—1 h p. m

Beschaffenheit:

der grünen Bl.:	der gelben Bl.:
voll entwickelte, kräftige, dunkelgrüne Lichtblätter, die sich fast ohne Farbänderung trocknen lassen.	ebenfalls ausgewachsene Lichtblätter, die in frischem Zustand intensiv goldgelbe Farbe zeigen, beim Trocknen aber z. T. stark ausbleichen oder sich teilweise bräunen. Zur Analyse werden nur wenig verfärbte Blätter verwendet.

Colorimetrische Messung:

Höhe der Lösungen in den Meßzylindern des Colorimeters:			
Versuch	grün : $K_2Cr_2O_7$	gelb : $K_2Cr_2O_7$	grün : gelb
I	50 : 28,5	50 : 53	28,5 : 53
II	50 : 28,5	50 : 50	28,5 : 53
III	50 : 16,5	50 : 36	16,5 : 36

Die Zahlen geben die Schichthöhe — gemessen in Millimetern — der carotinhaltigen Petrolaetherlösung grüner und gelber Blätter (grün, gelb) und einer gleichfarbstarken Kaliumbichromatlösung (K_2 Cr_2 O_7) von 2‰ an. Für die letzte Tabelle (grün : gelb) sind die Petrolaetherextrakte grüner und gelber Blätter miteinander colorimetrisch verglichen worden.

Bei Versuch I wurde das Blattmehl mit 50 ccm Petrolaether extrahiert, bei II und III mit nur 40 ccm. Die Lösungen des Versuches II blieben auch nach dem Verseifen und Auswaschen trübe und grünstichig. Eine einigermaßen genaue colorimetrische Messung war infolgedessen nicht möglich.

Aus Versuch I und III geht übereinstimmend eine Zunahme des Carotins im vergilbten Blatt auf fast die doppelte Menge des im grünen vorhandenen hervor.

II. Versuch: *Acer platanoides.*

Alter und Standort: 5—10 jährige, etwa mannshohe Sämlinge. nach N. freiliegend, von allen anderen Seiten von der Stammpflanze beschattet.

Entnahme der Blätter: Aus den Spitzen und mittleren Partien der Pflanzen.

Zeit des Einsammelns

der grünen Bl.: gegen Ende Oktober, 4—6 h. p. m.

der gelben Bl.: Anfang November, 4—6 h. p. m.

Beschaffenheit

der grünen Bl.: ausgewachsene, gleichmäßig rein grüne Blätter, die sich rasch und ohne jede Farbänderung trocknen lassen.

der gelben Bl.: ausgewachsene, gleichmäßig leuchtend gelbe Blätter. Beim Trocknen nirgendwo Ausbleichen oder Bräunung.

Colorimetrische Messung:

Schichthöhe der Lösungen in den Meßzylindern des Colorimeters			
Versuch	grün : $K_2Cr_2O_7$	gelb : $K_2Cr_2O_7$	grün : gelb
I	50 : 38	50 : 73	38 : 73
II	—	—	38 : 73

Nach dem Vergleich der Extrakte grüner und gelber Blätter des Versuches II mit einander wurde versehentlich ein Teil der Lösung verschüttet, so daß die Messungen zwischen Carotin- und Bichromatlösung nicht ausgeführt werden konnten.

Während der Gelbfärbung hat das Carotin eine Vermehrung auf fast die doppelte Menge erfahren.

III. Versuch: *Fagus silvatica.*

Alter und Standort: Kräftiger, gleichmäßig entwickelter Baum, ca. 50 Jahre alt. Im Verband mit anderen etwa gleichhohen Bäumen stehend.

Entnahme der Blätter: Von den peripheren Teilen tiefhängender Zweige der S.-, O.- und W.-Seite.

Zeit des Einsammelns:

der grünen Bl.:	der gelben Bl.:
Anfang November, 9—10 h a. m.	gegen Mitte November, 9—11 h a. m.

Beschaffenheit

der grünen Bl.:	der gelben Bl.:
ausgewachsene, rein grüne Blätter	ausgewachsene, ungleichmäßig grün-gelb-braun fleckige Blätter.

Colorimetrtsche Messung:

Versuch	Schichthöhe der Lösungen in den Meßzylindern des Colorimeters		
	grün : $K_2Cr_2O_7$	gelb : $K_2Cr_2O_7$	grün : gelb
I	50 : 16,5	50 : 30,5	16,5 : 30
II	50 : 16,5	50 : 30	16,5 : 30

Die Carotinmenge der vergilbten Blätter ist annähernd doppelt so groß, wie die der grünen.

Die Herbstfärbung tritt bei *Fagus* erst sehr spät in der Jahreszeit auf, wenn die Mehrzahl der übrigen Pflanzen ihr Laub schon abgeworfen hat. Die Dauer der nekrobiotischen Phase für Teile des einzelnen Blattes ist außerordentlich kurz, ihr Auftreten unregelmäßig über das Blatt verteilt. Die Vergilbung geht weder, wie Stahl[1]) das für die Mehrzahl der dikotylen Pflanzen angibt, von den Parenchyminseln zwischen den Gefäßbündelendigungen aus und schreitet von dort über die feinsten Blattnerven zu immer gröberen fort, noch schließt sie sich dem Typus vieler monokotyler Blätter an — Vorrücken in umgekehrten Reihenfolge von den Blattnerven zu den Interkostalfeldern, — sondern sie tritt in scheinbar regellos über die Blattfläche verteilten Partieen auf, dauert jeweils nur kurze Zeit und macht dann der postmortalen Phase Platz. An einem Blatt finden sich infolgedessen grüne, gelbe und braune Flecken neben einander. Rein gelbe Blätter vorausgesetzt, müssen wir eine noch schärfere Betonung der Differenz zwischen grünem und vergilbtem Blatt erwarten, im vorliegenden Fall also noch stärkere Carotinzunahme im letzteren.

4. Versuch: *Platanus orientalis.*

Alter und Standort: 80—100jähriger, gleichmäßig entwickelter, mächtiger Baum, an der S., SW. und W.-Seite, woher das Blattmaterial genommen wurde, voll belichtet.

Entnahme der Blätter: Von den untersten, tief herabhängenden Zweigen.

Zeit des Einsammelns

der grünen Bl.:	der gelben Bl.:
Mitte Oktober, 10—11 h a. m.	Ende Oktober, 10—11 h a. m.

[1]) Stahl, E., Zur Biologie des Chlorophylls. S. 134 ff.

Beschaffenheit

der grünen Bl.:	der gelben Bl.:
ausgewachsene, derbe, lichtgrüne, vereinzelt schon etwas gelbstichige Blätter.	ausgewachsene, gelb-grün-braun gefleckte Blätter.

Colorimetrische Messung:

Schichthöhe der Lösungen in den Meßzylindern des Colorimeters			
Versuch	grün : $K_2Cr_2O_7$	gelb : $C_2Cr_2O_7$	grün : gelb
I	50 : 9	50 : 15	9 : 15
II	50 : 7,5	50 : 12,5	7,5 : 12,5

Auffallend ist die geringe Carotinmenge beider Blattsorten, im Vergleich mit der der bisher untersuchten Pflanzen. Die Carotinvermehrung im vergilbten Blatt ist unverkennbar, wenn auch relativ nicht so groß, wie sie bisher beobachtet wurde.

Umfärbung und Absterben des Laubes verläuft analog den bei *Fagus* angegebenen Erscheinungen. Die Verfärbung setzt aber ungefähr einen Monat früher ein als dort und die einzelnen Blattteile, ebenso selbständig der herbstlichen Verfärbung gegenüber, durchlaufen dessen verschiedene Stadien langsamer.

5. Versuch: *Parrotia persica.*

Alter und Standort: Über 2 m hoher, strauchartiger, ca. 25 jähriger Baum mit einseitig entwickelter Krone. Nach O., S. und W. direktem Sonnenlicht ausgesetzt, nach N. durch benachbarte Pflanzen im Wachstum gehemmt.

Entnahme der Blätter: Bei Beginn dieser Arbeit hatte die Verfärbung namentlich aller Lichtblätter schon eingesetzt. Gelbe und grüne Blätter wurden daher kurz nacheinander, die letzteren von tiefliegenden Adventivsprossen des Stammes, erstere von den mehr peripheren Teilen der Zweige gepflückt. Alle Blätter stammen von der SO., S. und SW.-Seite der Pflanze.

Zeit des Einsammelns

der grünen Bl.:	der gelben Bl.:
In der zweiten Hälfte des Oktober.	Einige Tage nach den grünen.

Beschaffenheit

der grünen Bl.:	der gelben Bl.:
Ausgewachsene, rein grüne, mäßig derbe bis zarte Schattenblätter, die sich ohne Farbänderung trocknen lassen.	Ausgewachsene, mäßig derbe bis derbe Blätter, vornehmlich aus den mittleren Teilen der Krone. Die derberen Sonnenblätter sind anthocyanhaltig, die zarteren mehr rein gelb gefärbt. Sie behalten ihre Farbe während des Trocknens bei.

Colorimetrische Messung:

Schichthöhe der Lösungen in den Meßzylindern des Colorimeters			
Versuch	grün : $K_2Cr_2O_7$	gelb : $K_2Cr_2O_7$	grün : gelb
I	50 : 18	50 : 30,5	18 : 30
II	50 : 18	50 : 30	18 : 30

Das zahlenmäßige Übergewicht des Carotins im vergilbten Blatt ist in diesem Versuch nicht ohne weiteres gleichbedeutend mit Carotinzunahme während der herbstlichen Vorgänge. Mit größerer Wahrscheinlichkeit sogar — nach zahlreichen im theoretischen Teil dieser Arbeit besprochenen Beobachtungen — müssen wir den stärkeren Lichtgenuß der gelben Blätter als Ursache für ihren Mehrgehalt an Carotin heranziehen. In der Literatur habe ich keine Angabe über den Carotingehalt der Licht- und Schattenblätter von *Parrotia persica* finden können, und leider mangelte mir das nötige Material zu einem orientierenden Versuch Herbst 1914 sowohl wie Herbst 1915, wo vorzeitiger Frost das Ausreifen des Vergilbungsprozesses hinderte. Bis zur Ausführung dieses Versuches und Anbringung der aus ihm sich ergebenden Korrektur, bleiben die gefundenen Zahlenwerte für die hier behandelte Frage bedeutungslos.

6. Versuch: *Vitis coignetiae.*

Alter und Standort: Gut entwickelte, ca. 20jährige, nach allen Seiten freistehende, vollbelichtete Pflanze.

Entnahme der Blätter: Möglichst gleichmäßig von allen Teilen der Pflanze.

Zeit des Einsammelns

der grünen Bl.: gegen Mitte Oktober, 4—6 h p. m.

der gelben Bl.: Ende Oktober, 4—6 h p. m.

Beschaffenheit

der grünen Bl.: sehr derbe Blätter von verschiedenem Alter, mittel- bis hellgrün gefärbt, auf der Unterseite dicht behaart. Das Trocknen nimmt 1—2 Tage länger in Anspruch als gewöhnlich. Die Blätter bräunen sich dabei partienweise.

der gelben Bl.: ebenfalls Blätter verschiedenen Alters und verschiedener Größe. Reichlicher Anthocyangehalt verdeckt in einigen Blättern die gelben Pigmente fast vollkommen. Trocknungserscheinungen wie bei den grünen Blättern.

Vor dem Zermahlen wurden die Blätter zerschnitten und die gebräunten Teile entfernt. Die starke Behaarung erschwerte die Zerkleinerung und das Ausschütteln, da sich die Haare als kleine, locker zusammengeballte Massen auf die Sieböffnungen legten.

Colorimetrische Messung:

Schichthöhe der Lösungen in den Meßzylindern des Colorimeters.			
Versuch	grün : $K_2Cr_2O_7$	gelb : $K_2Cr_2O_7$	grün : gelb
I	50 : 15	50 : 31	15 : 31
II	50 : 16	50 : 34	16 : 34

Bei Versuch I zeigte der gelbe Auszug einen schwach grünlichen Ton, der die Messung ungenau machte. Bei in späteren Versuchen sich einstellender, ähnlicher Schwierigkeit wurde die Verseifung wiederholt. Dabei ergab sich stets eine Farbverstärkung, so daß man auch für diesen Fall einen dem Veruch II mehr angenäherten Wert der Carotinlösung I aus gelben Blättern annehmen darf, als die Tabelle ihn angibt.

Der Carotingehalt der gelben Blätter ist reichlich doppelt so groß wie der der grünen.

7. Versuch: *Polygonum sacchalineuse.*

Alter und Standort: Kräftig entwickelte, 20—25 jährige Pflanze nach allen Seiten freistehend.

Entnahme der Blätter: Von den peripheren Teilen der O.- und N.-Seite.

Zeit des Einsammelns

der grünen Bl.: In der zweiten Oktoberhälfte.

der gelben Bl.: Gegen Ende Oktober.

Beschaffenheit

der grünen Bl. voll ausgewachsene, gleichmäßig tief dunkelgrüne Sonnenblätter. Die Farbe wird beim Trocknen etwas stumpf graugrün.

der gelben Bl.: voll ausgewachsene Sonnenblätter von gleichmäßigem dunklen Gelb. Schon während des Vergilbungsprozesses beginnen kleine randliche Partien des Blattes abzusterben, was sich durch ein Ausbleichen und Transparentwerden kenntlich macht. In geringer Menge wurden auch solche, teilweise abgestorbenen Blätter verarbeitet. Beim Trocknen keine Farbänderung.

Colorimetrische Messung.

Schichthöhe der Lösungen in den Meßzylindern der Colorimeters.

Versuch	grün : $K_2Cr_2O_7$	gelb : $K_2Cr_2O_7$	grün : gelb
I	50 : 23	50 : 34	23 : 34
II	50 : 23	50 : 34	23 : 34
III	50 : 23	50 : 30	23 ; 30

Der etwas geringere Carotingehalt der gelben Blätter bei Versuch III, zu dem das Mehl neu hergestellt wurde, ist vielleicht auf geringere Qualität des noch vorhandenen Blattmaterials zurückzuführen.

Die Carotinmengen des vergilbten Blattes übertreffen die des grünen sehr merkbar, aber nicht so stark wie bei den bisher untersuchten Pflanzen. Diese Tatsache in Verbindung mit der dunkelgelben Herbstfarbe zwingt zu dem Schluß, daß sich bei *Polygonnm sacchalineuse* außer dem Carotin andere gelbe Pigmente an der herbstlichen Vergilbung stark beteiligen.

8. Versuch: *Salix babylonica.*

Alter und Standort: Sehr voll und gleichmäßig entwickelter Baum, nach N., W. und O. freistehend.

Entnahme der Blätter: Von den tiefhängenden Zweigen der NO.-Seite.

Zeit des Einsammelns

der grünen Bl.: In der zweiten Oktoberhälfte, 4—6 h p. m.

der gelben Bl.: Anfang November, 4—6 h p. m.

Beschaffenheit

der grünen Bl.:	der gelben Bl.:
ausgewachsene, ziemlich hellgrüne Blätter.	die Vergilbung tritt verhältnismäßig spät im Herbst auf und kommt vor dem Laubfall nicht zur Vollendung. Die Menge an rein gelben Blättern ist so gering, daß grünfleckige mit verarbeitet werden müssen.

Colorimetrische Messung:

Versuch	Schichthöhe der Lösungen in den Meßzylindern des Colorimeters grün : $K_2Cr_2O_7$	gelb : $K_2Cr_2O_7$	grün : gelb
I	50 : 18,3	50 : 9,8	18,3 : 9,8
II	50 : 17,4	50 : 8,7	17,5 : 8,8

In ausgesprochenem Gegensatz zu allen bisher untersuchten Pflanzen zeigt *Salix babylonica* eine beträchtliche Carotinverminderung im vergilbten Blatt auf etwa die Hälfte der Carotinmenge des grünen. Von ausschließlich reingelben Blättern würde ein noch schärferes Hervortreten dieser Abnahme zu erwarten sein.

9. Versuch: *Broussonetia papyrifera.*

Alter und Standort: Etwa 20 jähriger, mittelgroßer, etwas kümmerlich entwickelter Baum, vor hohen Bäumen angepflanzt, die ihn am vollen Lichtgenuß hindern, nur nach O. ziemlich frei.

Entnahme der Bl.: Gleichmäßig von der ganzen Pflanze.

Zeit des Einsammelns

der grünen Bl.:	der gelben Bl.:
In der zweiten Oktoberhälfte, 4—5 h p. m.	Anfang November, 4—5 h p. m.

Beschaffenheit

der grünen Bl.:	der gelben Bl.:
überwiegend gut ausgewachsene, nicht sehr tiefgrüne, zarte Blätter, die sich gut trocknen lassen.	lebhaft tiefgelbe Blätter, die im übrigen wie die grünen beschaffen sind. Ein Teil der Blätter stammt nicht direkt von den Zweigen, sondern ist vom Boden aufgelesen. Auch diese Blätter sind vollständig frisch und turgeszent.

Der Vergilbungsprozeß stellt sich spät in der Jahreszeit ein. Da *Broussonetia papyrifera* empfindlich gegen Kälte ist, gelangt selbst in dem günstigen, bis in den November frostfreien Herbst 1915 der Vergilbungsverlauf nicht zum Abschluß. Vielleicht ein Viertel der Blätter wird noch grün abgeworfen.

Colorimetrische Messung.

Versuch	Schichthöhe der Lösungen in den Meßzylindern des Colorimeters. grün : $K_2Cr_2O_7$	gelb : $K_2Cr_2O_7$	grün : gelb
I	50 : 47,5	50 : 20	47 : 20
II	50 : 45	50 : 16	45 : 16
III	50 : 45	50 : 20	44 : 20
IV	50 : 48	50 : 20	48 : 20

Trotz intensiver Gelbfärburg weisen die Herbstblätter kaum die Hälfte des Carotingehaltes der grünen auf, ein weiterer Beleg dafür, daß Intensität der Gelbfärbung und Carotingehalt einander nicht entsprechen.

Versuch II hat vom 11. XII. 1914, da er angesetzt, bis zum 14. XII., da er weiter verarbeitet und colorimetrisch gemessen wurde, gestanden, zwar im Dunkeln, aber in Berührung mit der überstehenden Luft im Extraktionsgefäß. Doch glaube ich nicht, daß der geringere Carotingehalt sich aus dieser Tatsache erklären läßt. Ich kann allerdings auch nichts anderes als Ursache dafür angeben.

10. Versuch: *Maclura aurantiaca.*

Alter und Standort: Mittelgroßer, einseitig entwickelter Baum, in direkter Nachbarschaft von *Broussonetia papyrifera* und unter denselben äußeren Bedingungen gewachsen, mit Ausnahme etwas größeren Lichtgenusses.

Entnahme der Blätter: Von den unteren und mittleren Teilen der O.-Seite.

Zeit des Einsammelns

der grünen Bl.:	der gelben Bl.:
Gegen Ende Oktober, 12—1 h p. m.	Anfang Oktober, 12—1 h p. m.

Beschaffenheit

der grünen Bl.:	der gelben Bl.:
ausgewachsene, ziemlich derbe Blätter von mittlerem Grün.	Blätter mit sehr intensiver Gelbfärbung, die teilweise in eigenartiger Form auftritt. Es zeigen sich zunächst nadelkopfgroße, leuchtend gelbrote Flecken in den randlichen Blatteilen, dann färbt sich allmählich die ganze Lamina gleichmäßig um.

Der Vergilbungsprozeß beginnt spät, breitet sich sehr langsam von den derben peripheren Blättern gegen die mehr nach innen gelegenen aus. Trotz geringerer Frostempfindlichkeit als *Broussonetia papyrifera* wird ein beträchtlicher Teil des Laubes des sehr zögernden Schwindens des Blattgrüns wegen vor beendeter Gelbfärbung abgeworfen.

Colorimetrische Messung:

Versuch	Schichthöhe der Lösungen in den Meßzylindern des Colorimeters grün : $K_2Cr_2O_7$	gelb : $K_2Cr_2O_7$	grün : gelb
I	50 : 27	50 : 12	27 : 12
II	50 : 28	50 : 12	28 : 12

Für *Maclura* gilt in verstärktem Maße, was für *Broussonetia* gesagt wurde, denn hier ist die Gelbfärbung der Blätter noch tiefer, ihr Carotingehalt sowohl absolut genommen, wie auch verglichen mit dem der grüner Blatter noch geringer als bei der zuerst untersuchten Moracee. Es wäre von Interesse gewesen, festzustellen, ob Carotinvermehrung oder Verminderung gelegentlich als Familieneigentümlichkeit aufträte. Eine in diesem Sinne beabsichtigte Untersuchung der Blätter von *Morus alba* und *Morus nigra* konnte nicht zur Ausführung kommen, da beide Pflanzen nach einer frühzeitig auftretenden Frostnacht im Oktober 1915 ihr Laub vor der Vergilbung vollständig abwarfen.

11. Versuch: *Taxodium distichum.*

Alter und Standort: Hoher, kräftiger, alter Baum, am Teich des botanischen Gartens, nach N. und O. freistehend.

Entnahme der Blätter: Von den unteren Zweigen der teilweise beschatteten S.-Seite.

Zeit des Einsammelns

der grünen Bl.:	der gelben Bl.:
Mitte Oktober, 10 h a. m.	Ende Oktober, 10—12 h a. m.

Beschaffenheit

der grünen Bl.:	der gelben Bl.:
rein grüne Nadeln.	abgestorbene, braune Nadeln, bis fast zu $^1/_4$ untermischt mit ganz oder teilweise grünen.

Die herbstlichen Vorgänge bei *Taxodium distichum* sind von der Vergilbung angiospermer Pflanzen wesentlich verschieden. Am auffallendsten ist das gänzliche Ausbleiben gelber Farbtöne. Jede Nadel stirbt als vollkommen grünes Gebilde an der Spitze beginnend langsam nach der Basis zu ab. Sie färbt sich dabei dunkel rötlichbraun und vertrocknet. Um einer Zerstörung der im Moment des Absterbens vorhandenen Pigmente durch die Atmosphärilien vorzubeugen, sind die Nadeln gleich nach der Bräunung entnommen, wobei es sich nicht vermeiden läßt, gleichzeitig mit vollständig abgestorbenen ganz oder halbgrüne zu pflücken.

Colorimetrische Messung:

Schichthöhe der Lösungen in den Meßzylindern des Colorimeters			
Versuch	grün : $K_2Cr_2O_7$	gelb : $K_2Cr_2O_7$	gelb : grün
I	50 : 26,5	50 : 26,5	26,5 : 26,5
II	50 : 26,5	50 : 26,5	26,5 : 26,5

Beim Absterben der Nadeln verändert sich der Carotingehalt nicht.

Zusammenstellung der Resultate aus den Untersuchungen grüner und gelber Blätter des Herbstes 1914.

Carotingehalt der Petrolätherextrakte von	grüner Blätter	gelber Blätter	abgerundetes Verhältnis von grün : gelb
Aesculus Hippocast.	28,5	53	1 : 2
Acer platanoïdes	38	73	1 : 2
Fagus silvatica	16,5	30,5	1 : 2
Platanus orientalis	9	15	3 : 5
Parrotia persica	18	30	3 : 5
Vitis coignetiae	16	34	1 : 2
Polgqonum sacchal.	23	34	2 : 3
Salix babylonica	18	9,5	2 : 1
Broussonetia papyr.	48	20	5 : 2
Maclura aurant.	28	12	7 : 3
Taxodium dist.	26,5	26,5	1 : 1

Um Gesetzmäßigkeiten in den Beziehungen von Carotin und Herbstfärbung abzuleiten, ist die Zahl der untersuchten Pflanzen natürlich viel zu klein. Der Vergleich der Einzelergebnisse legt es überdies nahe, das Bestehen solcher Gesetzmäßigkeiten in Abrede zu stellen und Neubildung oder Zerstörung des Carotins während der nekrobiotischen Phase des Blattlebens als Vorgänge aufzufassen, die selbständig neben dem Schwinden des grünen Chlorophyllanteils einhergehen. Auch das Zusammentreffen von Carotinverminderung und später Vergilbung braucht nicht im Sinne eines kausalen Zusammenhanges beider Erscheinungen gedeutet zu werden. Näher liegend scheint es mir, namentlich in Verbindung mit den Resultaten der zweiten Hälfte der Blattanalysen, eine Abhängigkeit von Carotinmenge und Witterungsverhältnissen, modifiziert durch die jeweilige Pflanzenspezies, anzunehmen.

Eine Tatsache aber können wir wohl als feststehend auch aus diesen wenigen Versuchen schon erkennen, die, daß Intensität der herbstlichen Gelbfärbung nicht durch den Carotingehalt, weder den des grünen, noch den vermehrten oder verminderten des gelben Blattes allein oder nur zum größeren Teil bestimmt wird. *Maclura aurantiaca* mit kräftiger, goldgelber Herbstfarbe enthält nur wenig mehr Carotin als *Salyx babylonica* mit mattgelben Herbstblättern, und nur ein Sechstel der Carotinmenge von *Acer platanoïdes*, dessen gelbe Blätter in der Farbintensität Maclura-Blättern sehr ähnlich sind.

Diese Erkenntnis weist als Nächstliegendes auf eine Bestimmung des Xanthophyllgehaltes der vergilbten Blätter hin. Das

Xanthophyll tritt ja im grünen Chloroplasten stets gemeinsam mit dem Carotin auf. Es übertrifft letztgenanntes Pigment, von dem es in der Farbe kaum zu unterscheiden ist, der Menge nach in fast konstantem Verhältnis von 1 : 1,5—2.

Darum ist anzunehmen, daß sich aus Xanthophyll mehr odet weniger der Anteil an gelbem Farbstoff zusammensetzt, der nich-als Carotin zu identifizieren ist. Einheitlichkeit oder Nichteinr heitlichkeit des Xanthophylls kommt bei dieser Untersuchung nicht in Betracht, wenigstens so lange die in Substanz noch nicht erhaltenen Körper Xanthophyll α, α' α'' und β als sehr nahe verwandt und in ihrem Vorkommen im Blatt und ihrem Verhalten gegenüber den bei der Untersuchung verwendeten Reagenzien als so gut wie identisch aufgefaßt werden dürfen. Dementsprechend wird im folgenden II. Teil der Untersuchungen, der vornehmlich über die Anteilnahme dieser vielleicht vorhandenen Gruppe isomerer und isomorpher Substanzen bei der Herbstfärbung orientieren soll, immer nur von „dem“ Xanthophyll gesprochen.

Die einfache chemische Beziehung dieses Xanthophylls zu dem Carotin — Xanthophyll als Oxyd des letzteren aufgefaßt — und beider stets gemeinsames Vorkommen lassen vermuten, daß auch ihre Genese und physiologische Funktion enge Berührungspunkte haben werden.

Einer experimentellen Stütze entbehrt diese Vermutung bisher allerdings. Es liegen nur einige Beobachtungen vor, die sich auf gegenseitige Beziehungen von Carotin und Xanthophyll richten. Sie deuten zum Teil auf die Möglichkeit des Übergangs von ersterem in letzteres hin. So die Untersuchungen von Tschirch und Ottenberg[1]) mit Hilfe des Quarzspektrographen und der Capillaranalyse, aus denen hervorgehen soll: „daß das Xanthocarotin (Carotin) durch Behandlung mit Reagenzien in Xanthophyll übergeführt wird.“ Willstaetter und Stoll[2]) haben neuerdings das Verhalten des Chlorophylls im Assimilationsvorgang geprüft. Bei Bestimmung des Verhältnisses seiner Komponenten vor und nach Perioden starker Assimilation unter natürlichen und unter künstlichen Bedingungen beobachteten sie häufig die Anreicherung von Xanthophyll auf Kosten von Carotin. Hieraus könnte man auf eine der von Tschirch und Ottenberg experimentell herbeigeführten analoge Umwandlung unter natürlichen Bedingungen vermuten. Willstätter und Mieg, die das Sauerstoffabsorptionsvermögen von Carotin und Xanthophyll prüften und dasselbe zahlenmäßig festlegten, kamen bei diesen Untersuchungen jedoch zum gegenteiligen Schluß. Sie geben an, daß bei ihren Versuchsbedingungen die Oxydation des Carotins wohl nicht über Xanthophyll hinweg geführt habe.

Beweisendes über die physiologischen Zusammenhänge beider Farbstoffe wissen wir jedenfalls nicht. Auch ihre fundamentalen

[1]) Tschirch u. Ottenberg, Ber. d. Deutsch. Bot. Ges. 22. 1904. S. 414.

[2]) Willstaetter u. Stoll, Sitz.-Ber. d. Kgl. preuß. Akad. d. Wiss. 1915. S. 322.

Funktionen sind nicht aufgedeckt, weder die des Carotins noch die des neuerdings erst mehr beachteten Xanthophylls, obgleich speziell dem Carotin fast alle erdenklichen Aufgaben zugeschoben sind:

Beteiligung am Assimilationsvorgang, Beteiligung bei der Atmung, Wärmeapparat, Chlorophylllichtschutz, Speicherstoff, Zersetzungsprodukt, Transpirationsschutz, Schutz vor Schneckenfraß, Lockfarbe.

Jedoch, wenn auch der strikte Beweis für die Umwandlung des Carotins in Xanthophyll heute noch fehlt, die zugestandene Möglichkeit eines solchen Vorganges beeinträchtigt die Bedeutung ausschließlicher Carotinbestimmung im grünen und vergilbten Blatt sehr. Darum wurde versucht, im Blattmaterial des Herbstes 1915 den Gehalt an beiden Farbstoffen nebeneinander zu messen.

2. Versuche des Herbstes 1915.

Versuchsmaterial und Arbeitsmethoden.

Das Blattmaterial 1915 — das muß besonders hervorgehoben werden, — unterschied sich quantitativ ganz erheblich von dem des Vorjahres, eine Folge der großen Witterungsverschiedenheiten beider Jahre.

Der Herbst 1914 war im ganzen sonnig, warm und bis in den November hinein frostfrei. 1915 war die Witterung anfangs ebenso günstig, vielleicht noch etwas wärmer, dann trat plötzlich am 25. Oktober, ein starker Nachtfrost von 6° ein. Eine Anzahl der Pflanzen, von denen grüne Blätter gesammelt waren, warf das Laub grün ab, so *Maclura aurantiaca*, *Broussonetia papyrifera*, *Salix babylonica*, *Morus nigra*, *Morus alba*, *Ducaisnea fragersi*, *Apium graveolens*. Bei anderen traten statt rein gelber Herbstfarben schmutzig gelbgrüne Farbtöne auf, — *Acer platanoïdes*, — oder die schon fast vergilbten Blätter wurden durch den Frost getötet, — *Polygonum sacchalinense*, *Parrotia persica*.

Alle Pflanzen, die im Herbst 1914 eine Abnahme des Carotingehaltes im vergilbten Blatt gezeigt hatten, schieden dadurch aus der Untersuchung aus Als Ersatz für *Salix babylonica* benutzte ich *Salix caprea*, die teilweise noch grüne Blätter besaß, als die erstgenannte Salixart das Laub in größerer Menge schon abgeworfen hatte. Die Herbstfärbung von *Salix caprea* unterscheidet sich durch ihr tief dunkles Gelb wesentlich von dem matten Gelb der *Salix babylonica*.

Die Einwirkung der Witterung auf die herbstliche Verfärbung, die sich so sehr auffallend in dem Blattmaterial der beiden aufeinander folgenden Jahre verriet, ist von Hoffmann [1]) und von Ziegler [2]) näher untersucht worden. Hoffmann legt das Ergebnis seiner Beobachtungen mit nicht sehr klaren Worten in folgendem Satz nieder: „Im Großen und Ganzen besteht eine befriedi-

---

[1]) Hoffmann, H., Über die Blätterverfärbung. (Centralbl. f. d. ges. Forstwes. 1878; zit. n. Just, 1878. S. 1155.)

[2]) Ziegler, ebenda.

gende Kongruenz zwischen den Tagen der Laubverfärbung und der Insolationssumme. — Summe der täglichen Maxima über 0° an einem der Sonne allseits frei ausgesetzten Thermometer, vom 1. I. bis zur Laubverfärbung, (wenn ½ der Blätter gelb ist.)" — Ziegler untersuchte den Witterungseinfluß der letzten 30 Tage vor der Verfärbung auf die Blätter. Sein Resultat widerspricht dem allgemeinen Satze Hoffmanns insofern, als es zeigt, daß das, was Hoffmann für die Insolationssumme des ganzen Jahres und ihre Bedeutung für die herbstliche Verfärbung gefunden hat, für den der Verfärbung unmittelbar vorausgehenden Zeitraum keine Gültigkeit besitzt. Denn „die Insolationssumme der letzten 30 Tage vor der Verfärbung ist umgekehrt proportional mit dem Datum der Laubverfärbung." „Je trüber der Herbst, je geringer die Insolationssumme des letzten Monates — erläutert Ziegler seine nicht sehr glücklich in Form einer mathematischen Gleichung ausgesprochenen Resultate — desto länger bleiben die Blätter grün. Das beweisen sonnig stehende Exemplare, die sich schneller ausleben als Schattenpflanzen." Dieser Temperaturfaktor kommt aber erst in zweiter Linie in Betracht neben dem Hauptfaktor, der auf innerster Natur und Akkomodation der Pflanze an das Klima begründet ist. Je vollkommener diese Akkomodation, desto mehr ist das Zustandekommen und Ausreifen der Verfärbung gesichert. Das zeigte sich am deutlichsten bei den nicht einheimischen Moraceen einerseits, bei *Fagus silvatica* andrerseits. Erstere entlaubten sich nach dem Frost vollständig, die Umfärbung hatte überhaupt noch nicht eingesetzt; auch bei *Fagus silvatica* war das beim Frosteintritt nicht der Fall, doch trat bei dieser in unserm Klima heimischen Pflanze nach dem Frost noch ganz normale Vergilbung ein.

Bestimmung des Carotin- und Xanthophyllgehaltes nach dem Acetonextraktionsverfahren.

Ein Verfahren, Carotin und Xanthophyll gleichzeitig und quantitativ zu bestimmen, ist zum ersten Mal von Willstaetter[1]) genau angegeben. Seine Bedeutung liegt in der raschen und vollständigen Extraktion des Blattmehls durch wasserhaltiges Aceton und der quantitativen Trennung von Carotin und Xanthophyll auf Grund ihres Verhaltens gegenüber Petrolaether, der den sauerstofffreien und Methylalkohol, der den sauerstoffhaltigen Farbstoff restlos aufnimmt. Über seine Methode schreibt Willstaetter: „Bei unseren Bestimmungen sind die Fehler auf wenige Prozente der gefundenen Verhältniszahl der Chlorophyllkomponenten herabgemindert worden ... wenn also größere Abweichungeu zwischen mehreren Analysen vorkommen, so kann es jetzt als sichergestellt gelten, daß sie nicht mehr durch das Verfahren der Bestimmung verursacht sind, sondern daß sie natürlichen Schwankungen entsprechen. Wir halten es bei Berücksichtigung der

[1]) Willstätter, R., u. Stoll, A., Unters. ü. Chlorophyll. 1913. S. 237.

Fehlerquellen unserer Methode auch für unwahrscheinlich, daß sie noch erhebliche Fehler mit sich bringt, die nach ein und derselben Richtung wirken und daher nicht in Differenzen bei Doppelversuchen zutage treten.“ Jene Sicherstellung der Untersuchungsergebnisse, die durch Gleichheit der Resultate bei zwei oder mehreren Parallelversuchen gewährleistet wird, liegt in allen in dieser Arbeit ausgeführten Untersuchungen vor. Nur bei *Ginkgo biloba* konnte bei mehr als zehnfacher Wiederholung der Versuche keine Übereinstimmung in den Resultaten erreicht werden. Vielleicht liegt der Grund dafür im Objekte selbst, vielleicht in der Handhabung der Willstaetter'schen Methoden, deren Ausführung dem in den chemischen Arbeitsweisen weniger Geübten zuweilen unerwartete Schwierigkeiten bietet — dieselben sind weiter unten des Näheren angegeben. Da *Ginkgo* als einziger derartiger Fall vorliegt, ist erstere Annahme einigermaßen gerechtfertigt.

Das Untersuchungsmaterial

lieferten im Allgemeinen die Pflanzen, denen im vorhergehenden Jahre Blätter entnommen worden waren. Die Vorarbeiten, Einsammeln, Trocknen, Aufbewahren, Zerkleinern wurden in der gleichen Weise ausgeführt. Die Ungleichmäßigkeit der zur Verfügung stehenden Herbstblätter erforderte es noch dringlicher, das Blattmehl für alle Versuche und Kontrollversuche einer Pflanze auf einmal herzustellen. Die Verwendung einer Excelsiormühle mit elektrischem Antriebe erleichterte dabei die sonst recht zeitraubende Arbeit des Zerkleinerns. Nach 6—10 maligem Durchgang durch die Mühle konnte das Mehl bis auf einen durch die Behaarung und die sklerenchymatischen Elemente des Blattes bestimmten Rest in den Sieben ausgeschüttelt werden.

Die Herstellung der Carotin- und Xanthophyllösungen.

Zu den Versuchen dienten jedesmal 5 g des lufttrocknen, groben Blattpulvers. Auf einem Nutschentrichter mit einer lichten Weite von 4,5 cm fand die Extraktion statt. Das Mehl wurde mit der Pumpe erst angesaugt und dann portionsweise mit 50 ccm 85 prozentigem und darauf mit ebensoviel 90 prozentigem Aceton übergossen. Vor dem Nachgießen mußte der Blattbrei aufgelockert und gewendet werden, um die zunächst noch stark gefärbten, dem Boden direkt aufliegenden Partieen mit dem reinen Ertraktionsmittel in Berührung zu bringen. Die Schnelligkeit des Durchsickerns wurde durch verschiedentliches Ansaugen des Mehles zwischen den einzelnen Phasen der Extraktion reguliert. Schwierigkeiten bereiteten jene Versuche, zu denen frische Blätter verwendet wurden. Die von Willstätter empfohlene Vorextraktion mit wenig prozentigem Aceton war infolge des Schleimgehaltes der Blätter meist ganz unmöglich. Das verdünnte Aceton ließ sich bei stärkstem, mehr als 12 stündigem Saugen der Pumpe von dem fast gummiartig zäh werdenden Blattbrei nicht trennen. Erst

Zugabe unverdünnten Acetons ermöglichte nach und nach das Absaugen. Damit war dann aber der Zweck der Vorextraktion, Beseitigung farbloser Extraktstoffe ohne Fortführung irgend welcher Chloroplastenpigmente, hinfällig. Daher wurde meist von einer Vorextraktion abgesehen. Ohne diese betrug die Extraktionsdauer 1 bis $1^1/_2$ Stunde. Wenn frische Blätter verwendet wurden — ihre besondere Art der Zerkleinerung ist später angegeben — blieb das Gemisch von Blattsubstanz und Sand vollständig entfärbt, als grauweiße Masse zurück. Das extrahierte Mehl getrockneter Blätter, besonders das der gelben, behielt einen Teil nicht extrahierbarer, farbiger Stoffe. Genaue Angaben über die Farbe der extrahierten Mehle folgen im speziellen Teil, wo sie mit den entsprechenden Nummern des „Code des Couleurs" von Klincksick und Valette angeführt sind.

Nach Beendigung der Extraktion wurde das Aceton recht fest von der Nutsche abgesaugt, dann an der Wand entlang vorsichtig in einen 100 ccm Äther haltenden, geräumigen Scheidetrichter eingegossen, ebenso vorsichtig 200 ccm Wasser zugesetzt und langsam umgeschwenkt — nicht geschüttelt. Carotin und Xanthophyll wanderten dabei in den Äther. Das abfließende gelbbraunrote, starkverdünnte Aceton wurde in einem größeren Gefäß aufgefangen, der Äther noch 4 mal mit je 100 ccm Wasser nachgewaschen und alle Waschwässer — das letzte war meist farblos — mit dem Aceton vereinigt. Der Farbgehalt dieses Gemisches ist unter der Bezeichnung „Farbe des Aceton-Wassers" in den Versuchsprotokollen angegeben. Die Aceton-Wässer wurden auf eine Gesamtmenge von 600 ccm gebracht, ein Teil hiervon in eine parallelwandige Glascuvette gegossen und so in einer Schichtdicke von 2,9 cm seine Farbe im durchfallenden Licht mit den daneben gehaltenen Farbtäfelchen des Code des couleurs verglichen. Colorimeter und Lichtquelle, — eine 100-kerzige Wotanlampe mit vorgestelltem Schirm aus transparentem Papier — hatten feststehenden Abstand.

Diese recht rohe Art der Messung mußte benutzt werden, weil die stark variierende Farbtönung und gelegentliche Trübung des Aceton-Wassers eine Messung im Colorimeter unausführbar machte. In ein oder zwei Fällen wäre allerdings der Vergleich mit einer 5-prozentigen Eisenchloridlösung möglich gewesen, doch da nicht durchgängig anwendbar, kam diese Art der Farbbestimmung nicht in Betracht.

Vergleicht man die angegebene Farbe des extrahierten Mehles und des Waschwassers mit der der Mehle vor der Extraktion, so erhält man eine annähernde Vorstellung von der häufig geringen Bedeutung des Carotins und Xanthophylls für die herbstliche Blattpigmentierung.

Nachdem die ätherische Lösung der grünen und gelben Chlorophyllfarbstoffe in der besprochenen Weise vom Aceton gründlich befreit war, blieb sie kurze Zeit ruhig stehen, damit das an den Wänden haftende Wasser sich unten im Scheidetrichter sammeln und entfernt werden konnte. Dann floß der Äther, um ihm

die letzten Reste des Wassers zu entziehen, durch einen mit Natriumsulfat beschickten Trichter in die Schüttelflaschen. Er wurde mit 5 ccm konzentrierter, methylalkoholischer Kalilauge vermischt, einige Zeit mit der Hand, hierauf auf der Schüttelmaschine $^1/_2$— 1 Std. kräftig geschüttelt. Bei dieser Verseifung ging das Chlorophyll — darunter seien hier die beiden grünen Anteile verstanden — in wasserlösliche Chlorophyllinsalze über. Waren diese, die mit der methylalkoholischen Kalilauge eine dickflüssige, sich unter absetzende Substanz bildeten, vom Äther getrennt, und durch mehrmaliges Waschen ihre letzten Spuren entfernt, so blieb der Äther — vollständige Verseifung vorausgesetzt — rein gelb und klar zurück. Er zeigte keine Fluoreszenz mehr. Traf das nicht zu, so wurde die Verseifung wiederholt. Der abgelassenen, chlorohpyllgrünen, methylalkoholischen Kalilauge entzogen 30 ccm Äther bei kräftigem Schütteln und allmählichem Wasserzusatz etwa mitgeführtes Xanthophyll, das der Hauptmenge des Äthers zugefügt wurde.

Willstaetter nimmt die Bildung eines „leicht dissoziierbaren Additionsproduktes" an, wenn man „ätherische Xanthophylllösung mit konzentrierter methylalkoholischer Kalilauge versetzt." „Bei Wasserzusatz geht das Xanthophyll sofort in den Äther über, ohne irgend eine Veränderung erlitten zu haben." Bei manchen meiner Versuche konnte ich von dieser Bindung nichts bemerken, wenigstens ließ sich der holzgeistigen Kalilauge beim Ausäthern und Wasserzusatz kein Xanthophyll entziehen. Es erfolgte aber zuweilen ein Grünlichwerden des Äthers — nicht grünstichiges Gelbwerden infolge geringen Xanthophyllgehaltes — das nicht rückgängig zu machen war.

Die vereinigten Ätherlösungen wurden bis zum klaren Abfließen desselben und ausbleibender alkalischer Reaktion mit Wasser ausgewaschen und nach Zusammenfließen und Entfernen der Wasserreste im Vacuum bei 20—25° auf wenige ccm eingedampft. Hierzu füllte ich die Ätherlösung in eine Flasche, in die von oben luftdicht eine fein ausgezogene, bis fast auf den Boden reichende Glaskapillare eingeführt wurde. Seitlich war diese Flasche luftdicht mit einer zweiten verbunden, — die als Kondensgefäß für die Ätherdämpfe diente — und vermittels dieser stand sie mit der Luftpumpe in Verbindung. Die stark eingeengte, nun tief rotgelbe Lösung wurde nach und nach mit 80 ccm Petroläther und 100 ccm 85 prozentigem Holzgeist vollständig in einen Scheidetrichter übertragen. Es trennte sich hierbei der xanthophyllhaltige Methylalkohol vom carotinhaltigen Petroläther scharf ab. Diese einmalige Entmischung genügte aber nicht, um dem Petroläther alles Xanthophyll zu entziehen. Das wurde quantitativ erreicht durch Wiederholung der Entmischung mit 100 ccm 90 prozentigem und 2 mal 50 ccm 92 prozentigem Methylalkohol, in einigen Fällen war sogar ein 3. und 4. Auswaschen mit dem hochprozentigen Holzgeist notwendig. Farblosbleiben des letzteren zeigte die quantitative Trennung der beiden Farbstoffe an.

Das Carotin in Petrolätherlösung war nach 2 maligem Aus-

waschen mit Wasser, um den Holzgeist restlos zu entfernen, für die colorimetrische Messung fertig. Es lief zum Trocknen des Petroläthers durch einen Trichter mit etwas Natriumsulfat in das 50 ccm Meßkölbchen, das bis zur Marke aufgefüllt wurde.

Das Xanthophyll mußte für die colorimetrische Messung aus dem Methylalkohol wieder in Äther überführt werden. Diese Überführung erwies sich als praktisch schwierigster Teil des gesamten Extraktions- und Trennungsverfahrens und gelang mir häufig erst nach langwierigem Arbeiten. Einige bis zu diesem Schlußstadium durchgeführte Versuche mußten aufgegeben werden, weil die Trennung in eine gänzlich entfärbte wässerig-methylalkoholische und eine die Gesamtmenge des Xanthophylls enthaltende ätherische Schicht nicht möglich war. Willstaetter und Stoll geben über die Art dieses Überführens Folgendes an: „Die holzgeistigen Xanthophyllauszüge sind frei von Carotin; wir vermischen sie mit 130 ccm Äther und führen den Farbstoff durch langsamen Zusatz von Wasser in Äther über.“ Bei diesem Wasserzusatz — auch bei beliebig langer Fortsetzung — schob sich häufig eine ziemlich stark gefärbte Schicht zwischen Äther und Holzgeist, und auch letzterer wurde nicht farblos. Nur sehr oft wiederholtes Ausäthern kleinerer Anteile des verdünnten Holzgeistes mit reinem Äther ermöglichte nach und nach das Sammeln des Xanthophylls im Äther, der dann auf die gewünschte Menge — 100 ccm — eingedampft werden mußte. Bei späteren Versuchen arbeitete ich — auch nicht immer mit Erfolg — so, daß ich den Methylalkohol in Mengen von 100 ccm, wie er bei der Entmischung erhalten wurde, jedesmal in reinen Äther einfließen ließ, die ersten am stärksten gefärbten in 70—80 ccm Äther, die zweiten in 50—60 ccm, den Rest in etwa 50 ccm Äther, und dann portionsweise die Überführung durch Wasserzusatz ausführte. Verschiedentlich ließ sich der Farbstoff dem 90 prozentigen Holzgeist am schwersten entziehen.

Die Ätherlösung des Xanthophylls wurde wie die Carotinlösung gewaschen und getrocknet, wegen des größeren Xanthophyllgehaltes der Blätter für den colorimetrischen Vergleich aber auf 100 ccm aufgefüllt. Die Carotinlösung erforderte eine Verdünnung auf nur 50 ccm.

Die colorimetrische Messung erfolgte wie im Vorjahre, nur nicht unter Benutzung von Tageslicht, sondern da die Versuche mindestens einen Tag in Anspruch nahmen, und die Messungen daher gegen Abend stattfanden, bei einer künstlichen, gleichmäßigen, feststehenden Lichtquelle mit vorgestelltem Schirm aus transparentem Papier.

Die Einzelversuche.

1. Versuch: *Aesculus Hippocastanum.*

Pflanze und Ort der Blattentnahme wie Herbst 1914.

Zeit des Einsammelns:

der grünen Blätter:	der gelben Blätter:
6. Okt. 1915, 12 h bis 12^{30} p. m.	15. Okt. 1915, 12 h mittags.

Witterung: hell, sonnig. — hell, kühl.

Beschaffenheit:

der grünen Bl.: Blätter mittlerer Größe von tief dunklem Grün, das sich beim Trocknen nicht wesentlich verändert.

der gelben Bl: Blätter gleichen Alters wie die grünen, von gleichmäßigem, reinem, intensivem Goldgelb. Beim Trocknen sich auffallend verändernde Blätter werden nicht verwendet.

Verlauf der Untersuchung.

Das extrahierte Blattmehl erschien noch deutlich gefärbt und das ausgewaschene Aceton enthielt eine Menge dunkelgelber Pigmente bei herbstlichen Blättern. Bei Verdünnung auf 600 ccm erschien das Aceton-Wasser dunkelorangefarbig bei gelben, hell bernsteinfarbig bei grünen Blättern.

Der Farbton der Carotin-Xanthophyll-Ätherlösung wich stark vom Gelb der Blätter ab. Nach dem Verseifen war 3 maliges Nachwaschen mit 1 prozentiger methylalkoholischer Kalilauge nötig, ehe das Waschwasser farblos ablief. Trotzdem nun eine weitere Verseifung von Chlorophyll nicht gelang, blieb bei Versuch I die Ätherlösung der grünen Blätter im Vergleich mit der der gelben etwas grünstichig. Erst bei der Carotin-Xanthophylltrennung wurde sie reingelb.

Colorimetrische Messung:

Extraktionsmittel	Versuch	Schichthöhe der Lösungen in den Meßzylindern des Colorimeters: Carotin der grünen Bl. : $K_2Cr_2O_7$	Carotin der gelben Bl. : $K_2Cr_2O_7$	Xanthophyll der grünen Bl. : $K_2Cr_2O_7$	Xanthophyll der gelben Bl. : $K_2Cr_2O_7$
Aceton	I	50 : 28	50 : 27	50 : 44 × 2	50 : 34 × 2
	II	50 : 27	50 : 25	50 : 43 × 2	50 : 33 × 2
Petroläther	III 1915	50 : 26	50 : 28	—	—
	IV 1914	50 : 28.5	50 : 53	—	—

Während im Herbst 1914 der Carotingehalt der Blätter während der Vergilbung stark zugenommen hat, geht aus allen Untersuchungen des folgenden Jahres Konstanz desselben hervor. Der Xanthophyllgehalt hat sich während des Vergilbungsprozesses vermindert.

Die sehr intensive Gelbfärbung von *Aesculus Hippocastanum* ist nur zum kleineren Teil dem Carotin- und Xanthophyllgehalt zuzuschreiben.

2. Versuch: *Acer platanoïdes.*

Alter und Standort: 3—4 m hoher, kümmerlich entwickelter Baum, im Schatten hoher Bäume gewachsen, mit schmächtiger, einseitig entwickelter Krone. Nur von NO. stärker, aber auch nicht voll belichtet.

Entnahme der Blätter: Gleichmäßig von der ganzen Pflanze.

Zeit des Einsammelns

	der grünen Bl.:	der gelben Bl.:
Zeit des Einsammelns	8. Okt. 1915, 11—12 h. a. m.	29. Okt. 1915, 12—1 h. a, m.
Witterung:	wolkig, kühl.	regnerisch, kalt.
Beschaffenheit:	rein dunkelgrüne, ausgewachsene Blätter.	stark mißfarbene, schmutzig gelbbraun-grüne Blätter. Trotzdem der Vergilbungsprozeß noch nicht vollendet ist, beginnen die Blätter stellenweise schon abzusterben. Ein Teil der Blätter ist nach dem Abfallen vom Boden aufgelesen. Diese Blätter unterscheiden sich von den gepflückten in nichts als der vielleicht etwas reineren Gelbfärbung.

Verlauf der Untersuchung.

Es gelingt nicht, die Blattmehle vollständig zu extrahieren. Sie erscheinen nach der Extraktion noch etwas grüngrau, resp. gelbgrau. Im Übrigen normaler Verlauf.

Farbe des Blattmehles	der grünen Bl.	der gelben Bl.
vor der Extraktion:	rein dunkelgrün	grünlich braungelb
nach „ „	hell graugrün	hell graubraun
Farbe des Acetonwassers:	hellgrünlich gelb, klar	dunkel rotbraun, klar

Colorimetrische Messung:

Extraktionsmittel	Versuch	Schichthöhe der Lösungen in den Meßzylindern des Colorimeters: Carotin der grünen Bl. $: K_2Cr_2O_7$	Carotin der gelben Bl. $: K_2Cr_2O_7$	Xanthophyll der grünen Bl. $: K_2Cr_2O_7$	Xanthophyll der gelben Bl. $: K_2Cr_2O_7$
Aceton	I	50 : 66,5	50 : 85	50 : 105 × 2	50 : 84 × 2
	II	50 : 67	50 : 90	50 : 105 × 2	50 : 80 × 2
Petroläther	III 1914	50 : 38	50 : 73	—	—

Während der Vergilbung hat der Carotingehalt zugenommen, der Xanthophyllgehalt abgenommen.

Die Analysenzahlen der Versuche von 1914 und 1915 können nicht in Parallele gesetzt werden, da das Blattmaterial von verschiedenen Pflanzenindividuen und Pflanzenteilen stammt, von Säm-

lingen im einen, aus der Krone einer jüngeren Kümmerpflanze im anderen Falle.

Letztere hat den bedeutend höheren Carotingehalt. Gemeinsam ist beiden die Carotinzunahme im Herbst, die allerdings im bei ungünstiger Witterung nur unvollkommen vergilbten Blatt des Jahres 1915 weit geringer ist, absolut genommen sowohl, wie namentlich im Verhältnis zum grünen Blatt.

Unterschiede im Carotingehalt von Blättern, die von verschieden Teilen einer Pflanze stammen, hat schon Willstaetter[1]) gemessen. Aus 1 kg frischer Ulmenblätter von Stockausschlägen erhielt er 0,53 gr Carotin, aus der gleichen Menge Blätter vom Rande der Krone 0,97 gr Carotin.

3. Versuch: *Fagus silvatica.*

Pflanze und Blattentnahme wie 1914.

Zeit des Einsammelns	der grünen Bl.	der gelben Bl.:
	6. Okt. 1915, 9[30] h. a. m.	4. Nov. 1915, 9[30] h. a. m.
Witterung:	hell, wenn auch nicht sonnig, frisch.	nebelig, nicht kalt.
Beschaffenheit:	rein grüne fehlerlose Blätter, welche beim Trocknen unverändert bleiben.	zum kleineren Teil reingelbe, in der Mehrzahl gelbgrünbraune Blätter, die sich ohne Farbänderung trocknen lassen.

Verlauf der Untersuchung:

Die die verseiften Chlorophylline haltende, methylalkoholische Kalilauge gibt beim Ausäthern zunächst keinen Farbstoff ab, bei Wasserzusatz färbt sich der Äther grünlich an. —

85prozentiger Holzgeist gibt bei beiden Blattsorten seinen Xanthophyllgehalt nur sehr zögernd, 90- und 92 prozentiger gibt ihn leichter an Äther ab.

Farbe des Blattmehles	der grünen Bl.	der gelben Bl.
vor der Extraktion	288—284	142—138
nach „ „	172	128 D
Farbe des Acetonwassers	161 schwach trübe	156 schwach trübe

Colorimetrische Messung.

Extraktionsmittel	Versuch	Schichthöhe der Lösungen in den Meßzylindern des Colorimeters: Carotin der grünen Bl. : $K_2Cr_2O_7$	Carotin der gelben Bl. : $K_2Cr_2O_7$	Xanthophyll der grünen Bl. : $K_2Cr_2O_7$	Xanthophyll der gelben Bl. : $K_2Cr_2O_7$
Aceton	I	50 : 17	50 : 10	50 : 34 × 2	50 : 12 × 2
	II	50 : 17	50 : 10	50 : 34 × 2	50 : 11,5 × 2
Petroläther	III 1915	50 : 17	50 : 10		
	IV 1914	50 : 17	50 : 30		

[1]) Willstaetter u. Stoll, Unters. ü. Chlorophyll. 1913. S. 113.

Im Gegensatz zum Herbst 1914 hat der Carotingehalt 1915 ziemlich erheblich abgenommen, noch stärker ist der Xanthophyllverlust.

4. Versuch: *Platanus orientalis.*

Pflanze und Blattentnahme wie 1914.

Zeit des Einsammelns:	der grünen Bl.:	der gelben Bl.:
	3. Okt. 1915, 10 h a. m.	18. Okt. 1915, 10 h a. m.
Witterung:	sonnig	bedeckt, kühl
Beschaffenheit:	alte derbe und jüngere zarte Blätter, an beiden gelbliche Flekken, im übrigen lichtgrüne Farbe.	ebenfalls Blätter verschiedenen Alters mit grünen, gelben und bräunlichen Partien am gleichen Blatt.

Verlauf der Untersuchung:

Die Blattmehle lassen sich schnell und vollständig extrahieren. Versuch I und II wurden gleich nacheinander ausgeführt. Da bei II die Verseifung nicht glatt verlief und die Überführung des Xanthophylls grüner Blätter aus Holzgeist in Äther besondere Schwierigkeiten machte, wurde einen Monat später Versuch III angestellt, der in der Art seines Verlaufes mit I gut übereinstimmte. Bei II wurde die Ätherlösung der grünen Blätter 2 mal verseift, ohne reine Gelbfärbung zu ergeben. Die grünliche Beimischung wanderte bei der Carotin-Xanthophyll-Trennung mit letzterem in den Methylalkohol und weiter mit in den Äther. Nochmalige Verseifung dieses Äthers ermöglichte zum Schluß annähernd genaue colorimetrische Messung.

Farbe des Blattmehls	der grünen Bl.	der gelben Bl.
vor der Extraktion	188—193	128 D—137
nach der Extraktion	178 D	153 D
Farbe des Aceton-Wassers	171	heller als 166

Colorimetrische Messung.

Extraktionsmittel	Versuch	Carotin der grünen Bl. : $K_2Cr_2O_7$	Carotin der gelben Bl. : $K_2Cr_2O_7$	Xanthophyll der grünen Bl. : $K_2Cr_2O_7$	Xanthophyll der gelben Bl. : $K_2Cr_2O_7$
Aceton	I	50 : 12	50 : 9	50 : 17 × 2	50 : 14 × 2
	II	50 : 11	50 : 9	50 : 12 × 2	50 : 14 × 2
	III	50 : 11	50 : 9	50 : 17 × 2	50 : 14 × 2
Petroläther	IV 1915	50 : 11	50 : 9	—	—
	V 1914	50 : 9	50 : 15	—	—

(Tabellenkopf: Schichthöhe der Lösungen in den Meßzylindern des Colorimeters)

Aus der Tabelle ist wiederum deutlich entgegengesetztes Verhalten des Carotins in den beiden aufeinander folgenden Jahren zu erkennen, 1914 Zunahme, 1915 allerdings nur geringe Abnahme. Beim Xanthophyll ist der Verlust im vergilbten Blatt um ein geringes größer als beim Carotin.

5. Versuch: *Parrotia persica.*

Pflanze wie 1914.

Blattentnahme: Lichtblätter von allen Teilen der S.- und SW.-Seite, die volles Licht empfängt.

Zeit des Einsammelns

	der grünen Bl.:	der gelben Bl.:
	3. Okt. 1915, 11—12 h a. m.	26. Okt. 1915, 10 h a. m.
Witterung:	hell, sonnig	wolkig, Frost
Beschaffenheit:	ausgewachsene, derbe, reingrüne Blätter, die beim Trocknen unverändert bleiben.	ebenfalls ausgewachsene, aber noch nicht vollständig vergilbte Blätter, da Frosteintritt vorzeitige Abnahme derselben verlangt. Die Blätter sind beim Pflücken mit einer dünnen Eisschicht bedeckt, aber noch turgeszent. Die meisten enthalten reichlich Anthocyan.

Verlauf der Untersuchung:

Das extrahierte Blattmehl ist nicht ganz entfärbt, aber bei allen Versuchen gleichmäßig graugrünlich oder graugelblich. Die Xanthophyllösung der grünen Blätter des Versuches I läßt beim colorimetrischen Vergleich geringe Grünstichigkeit erkennen. Bei Versuch III kann bei 3 maliger Verseifung der gemischten ätherischen Carotin-Xanthophyll-Lösung und einer 4. Wiederholung dieses Prozesses bei der isolierten Xanthophyllösung kein reingelber Farbton derselben erreicht werden.

Farbe des Blattmehls	der grünen Bl.:	der gelben Bl.:
vor der Extraktion	209—213	142
nach der Extraktion	197—172	128 D—162
Farbe des Acetonwassers	171	156

Colorimetrische Messung:

Extraktionsmittel	Versuch	Schichthöhe der Lösungen in den Meßzylindern des Colorimeters: Carotin der grünen Bl. : $K_2Cr_2O_7$	Carotin der gelben Bl. : $K_2Cr_2O_7$	Xanthophyll der grünen Bl. : $K_2Cr_2O_7$	Xanthophyll der gelben Bl. : $K_2Cr_2O_7$
Aceton	I	50 : 14	50 : 9	50 : 12 × 2	50 : 12 × 2
	II	50 : 14	50 : 10	50 : 14 × 2	50 : 12 × 2
	III	50 : 14	50 : 10	50 : 14 × 2	50 : 12 × 2
Petroläther	IV 1915	50 : 15	50 : 15		
	V 1914	50 : 18	50 : 30		

Für den Petrolätherauszug 1915 mußte Blattmehl neu hergestellt werden. Die veränderte Qualität dieses Mehles für den Unterschied der Resultate bei Aceton- und Petrolätherextrakt verantwortlich zu machen, scheint mir nicht gerechtfertigt.

Die Petrolätherextrakte von 1915 und 1914 lassen sich nicht vergleichen, da 1915 nur Lichtblätter, 1914 als grüne Blätter Schattenblätter verwendet wurden.

Der Carotin- und Xanthophyllgehalt der Blätter des Herbstes 1915 hat während der Vergilbung eine schwache Abnahme erfahren.

6. Versuch: *Vitis coignetiae.*

Pflanze nnd Entnahme der Blätter wie 1914.

	der grünen Bl.:	der gelben Bl.:
Zeit des Einsammelns	3. Okt. 1915, 11 h a. m.	26. Okt. 1915, 10^{30} h. a. m.
Witterung:	sonnig, klar.	kalt, klar.
Beschaffenheit:	Blätter verschiedenen Alters von etwas blassem Grün, das teilweise durch Anthocyan verdeckt wird.	nicht vollständig vergilbte Blätter verschiedenen Alters, nach vorhergehender Frostnacht gepflückt, teilweise von einer dünnen Eisschicht überzogen. Starker Anthocyangehalt, der fleckenweise über das Blatt verteilt ist.

In beiden Blattsorten zersetzten sich die Farbstoffe während des Trocknens in Teilen der Lamina. Diese Teile werden vor dem Zerkleinern herausgeschnitten.

Verlauf der Untersuchung:

Die Menge der wasserlöslichen Pigmente ist so groß, daß der Äther vor der Verseifung 6 mal ausgewaschen werden muß. Die Überführung des Xanthophylls aus dem 90prozentigen Methylalkohol bereitet außergewöhnliche Schwierigkeit.

Farbe des Blattmehls	der grünen Bl.:	der gelben Bl.:
vor der Extraktion	228	108—113
nach der Extraktion	hell gelblich-grau	142—128
Farbe des Acetonwassers	171	86, trübe

Colorimetrische Messung.

Extraktionsmittel	Versuch	Schichthöhe der Lösungen in den Meßzylindern des Colorimeters: Carotin der grünen Bl. : $K_2Cr_2O_7$	Carotin der gelben Bl. : $K_2Cr_2O_7$	Xanthophyll der grünen Bl. : $K_2Cr_2O_7$	Xanthophyll der gelben Bl. : $K_2Cr_2O_7$
Aceton	I	50 : 23	50 : 12	50 : 52 × 5	50 : 24 × 2
	II	50 : 23	50 : 12	50 : 48 × 2	50 : 23 × 2
Petroläther	III 1915	50 : 82	50 : 40		
	IV 1914	50 : 16	50 : 34		

Carotin und Xanthophyll haben während der herbstlichen Umfärbung eine starke Abnahme erfahren, das zeigen in gleicher Weise die Petroläther- und Acetonauszüge. Auf ihre große zahlenmäßige Verschiedenheit komme ich an anderer Stelle zurück.

Versuch: *Polygonum sacchalinense.*

Pflanze und Blattentnahme wie 1914.

Zeit des Einsammelns	der grünen Bl.:	der gelben Bl.:
	8. Okt. 1915, 6^{30} h. p. m.	26. Okt. 1915, 4—6 h p. m.
Witterung:	wolkig, kühl	ziemlich klar, kalt
Beschaffenheit:	kräftige, ausgewachsene rein dunkelgrüne Blätter, beim Trocknen ohne Farbänderung.	ebenfalls ausgewachsene aber noch nicht vollständig vergilbte, z. T. jedoch schon dunkel braungelbe Blätter. Alle vom Nachtfrost getötet, was sich durch mangelnde Turgeszenz anzeigt.

Verlauf der Untersuchung:

Das Blattmehl ist leicht extrahierbar. Das Aceton-Wasser enthält reichlich Farbstoffe und ist außerdem stark getrübt. Die Trübung setzt sich nach eintägigem Stehen als flockiger, weißlicher Niederschlag ab, der sich durch Filtration leicht von der nun vollkommen klaren Lösung trennen läßt. Im Aceton-Wasser der gelben Blätter flockt der Niederschlag nicht aus, die Lösung verliert durch Filtration nichts von ihrer Trübe. Beim Verseifen der gelben Blätter-Extrakte scheiden sich wieder sehr reichlich gelbbraune Pigmente ab. Zur Trennung von Carotin und Xanthophyll ist 5 malige Fraktionierung — sonst 4 malige — des Petroläthers mit Holzgeist notwendig. Das Xanthophyll läßt sich schwer in Äther überführen.

Farbe des Aceton-Wassers	der grünen Bl.	der gelben Bl.
	161	151

Colorimetrische Messung.

Schichthöhe der Lösungen in den Meßzylindern des Colorimeters					
Extraktionsmittel	Versuch	Carotin der		Xanthophyll der	
		grünen Bl. : $K_2Cr_2O_7$	gelben Bl. : $K_2Cr_2O_7$	grünen Bl. : $K_2Cr_2O_7$	gelben Bl. : $K_2Cr_2O_7$
Aceton	I	50 : 28	50 : 10	50 : 52 × 2	50 : 11 × 2
	II	50 : 28	50 : 10	50 : 50 × 2	50 : 10,5 × 2
Petroläther	III 1914	50 : 23	50 : 32		

Der Carotingehalt und in noch höherem Maße der Xanthophyllgehalt der vergilbten Blätter hat stark abgenommen, gegenüber

einer deutlichen Zunahme des Carotins im Jahre vorher. Die gelben Blätter waren allerdings vom Frost getötet und ihre Farbe ziemlich dunkel braungelb. Es ist immerhin möglich, daß durch den Frost indirekt bewirkte Zersetzungen der gelben Pigmente stattgefunden haben. Temperaturen unter 0° zersetzen an und für sich das Carotin nicht.

8. Versuch: *Salix caprea.*

Alter und Standort: Mittelgroßer, innerhalb eines Verbandes anderer etwa gleichhoher Salicaceen wachsender Strauch. Alter ca. 25 Jahre. Von der S.- und O.-Seite her in geringem Maße beschattet.

Entnahme der Blätter: Gleichmäßig von der ganzen Pflanze.

	der grünen Bl.:	der gelben Bl.:
Zeit des Einsammelns	8. Nov. 1915, 12 h mittags	10. Nov. 1915, 5 h p. m.
Witterung:	feucht, trübe, kalt.	„ feucht, trübe, kalt.
Beschaffenheit:	ausgewachsene, kräftig grüne Blätter mit vereinzelten helleren, vergilbenden Flecken.	ausgewachsene, kräftig dunkelgelbe Blätter, die sich an kleinen Stellen schon postmortal gebräunt haben.

Verlauf der Untersuchung:

Bei Überführung des Xanthophylls aus 95 prozentigem Holzgeist in Äther läuft ersterer stark gefärbt ab, erst 3 maliges, weiteres Ausäthern macht ihn praktisch xanthophyllfrei. 90 und 92-prozentiger Methylalkohol geben ihren Xanthophyllgehalt bei Wasserzusatz gleich vollständig ab.

Farbe des Blattmehls	der grünen Bl.	der gelben Bl.
vor der Extraktion	204	dunkler als 153 D
nach der Extraktion	197	147—128 D
Farbe des Acetonwassers	153 C—171	166—161

Colorimetrische Messung.

Extraktionsmittel	Versuch	Schichthöhe der Lösungen in den Meßzylindern des Colorimeters: Carotin der grünen Bl. : $K_2Cr_2O_7$	Carotin der gelben Bl. : $K_2Cr_2O_7$	Xanthophyll der grünen Bl. : $K_2Cr_2O_7$	Xanthophyll der gelben Bl. : $K_2Cr_2O_7$
Aceton	I	50 : 20	50 : 11,5	50 : 28 × 2	50 : 28 × 2
	II	50 : 20	50 : 11,5	50 : 28 × 2	50 : 28 × 2
Petroläther	III 1915	50 : 37	50 : 23		
	IV 1915	50 : 37	50 : 20		
	V 1914	50 : 18	50 : 9		

Die Abnahme des Carotingehaltes geht aus beiden Versuchsarten gleichsinnig hervor. Das Verhältnis des Carotingehaltes gel-

ber und grüner Blätter darf man — im Großen und Ganzen genommen — ebenfalls als gleich bezeichnen, und es stimmt auch mit dem der 1914 gesammelten Blätter von *Salix babylonica* überein.

Auffallend ist die Konstanz des Xanthophylls vor der Verfärbung. In den bisher untersuchten gelben Blättern hatte das Xantophyll stets eine stärkere Verminderung als das Carotin erkennen lassen.

9. Versuch: *Taxodium distichum.*

Alter und Standort: Fast hundertjähriger, ringsum freistehender, sehr gleichmäßig entwickelter Baum vom N.-Ufer des Teiches im bot. Garten.
Entnahme der Blätter: NW.- und O.-Seite und zwar deren periphere Teile.

	der grünen Nadeln	der braunen Nadeln
Zeit des Einsammelns	8. Okt. 1915, 4³⁰ p. m.	13. Nov. 1915, 4–6 h p. m.
Witterung:	wolkig, trübe	kalt, leicht bedeckter Himmel
Beschaffenheit:	rein grüne Nadeln, die sich beim Trocknen nicht verändern.	braune, tote Nadeln, bis zu $^1/_4$ mit ganz oder teilweise grünen untermischt.

Verlauf der Untersuchung.

Nach 5 stündiger Vorextraktion mit ca. 25 prozentigem Aceton ist dieser deutlich grün resp. braun gefärbt und fadenziehend schleimig. Er läßt sich erst nach $^1/_2$ tägigem, stärksten Saugen der Pumpe vom Blattmehl trennen. Sein Farbstoffgehalt geht bei längerem Stehen nicht in den übergeschichteten Äther. Nach dem Verseifen fällt die intensiv rot-orange farbige Ätherlösung der braunen und die im Vergleich damit grünlich-braune der grünen Nadeln auf. Durch weiteres Verseifen oder Auswaschen kann aber kein Farbstoff mehr entfernt werden. Nach Übertragung des isolierten Xanthophylls in Äther, der im Colorimeter grünstichig erscheint, reinigt nochmaliges Verseifen denselben bis zum rein gelben eine Messung ermöglichenden Farbton. 85 prozentiger Holzgeist gibt das Xanthophyll erst nach nochmaligem Ausäthern vollständig ab. Der bei Versuch III zur Extraktion verwendete Petroläther hat kleine Mengen eines roten Farbstoffs mit entzogen, der beim Filtrieren der Carotinlösung — nach Verseifen und Auswaschen der grünen Pigmente — auf dem mit Natriumsulfat belegten Filter zurückbleibt. Beides ist deutlich lichtrosa gefärbt.

Farbe des Blattmehls	der grünen Nadeln	der braunen Nadeln
vor der Extraktion	229	153
nach der Extraktion	222	128
Farbe des Acetonwassers der Vorextraktion	182—187	131—132
Farbe des Acetonwassers	heller als 253 a—278 a	153 B

Colorimetrische Messung.

Extraktionsmittel	Versuch	Schichthöhe der Lösungen in den Meßzylindern des Colorimeters: Carotin der grünen Bl. : $K_2Cr_2O_7$	Carotin der gelben Bl. : $K_2Cr_2O_7$	Xanthophyll der grünen Bl. : $K_2Cr_2O_7$	Xanthophyll der gelben Bl. : $K_2Cr_2O_7$
Aceton	I	50 : 12	50 : 18	50 : 37 × 2	50 : 38 × 8
	II	50 : 13	50 : 18	50 : 37 × 2	50 : 38 × 8
Petroläther	III 1915	50 : 12	50 : 18		
	IV 1914	50 : 26,5	50 : 26,5		

Auffallend ist die Vermehrung beider Farbstoffe in den abgestorbenen Nadeln, namentlich die ungeheure Xanthophyllzunahme, während alle anderen Pflanzen im Herbst 1915 eine Verminderung ihrer gelben Pigmente gezeigt hatten.

Auffallend ist diese Zunahme auch verglichen mit der Konstanz des Carotingehaltes — allerdings nicht desselben Exemplars — von *Taxodium* im Vorjahre. Bei den Petrolätherextrakten sind wahrscheinlich Farbstoffe von nicht Carotinnatur mit in die Lösungen gelangt.

10. Versuch: *Ginkgo biloba.*

Alter und Standort: Mittelgroßer, etwa 70 Jahre alter freistehender Baum mit gleichmäßig entwickelter Krone.

Entnahme der Blätter: Von den unteren Ästen der S.- und SW.-Seite.

Zeit des Einsammelns

	der grünen Bl.	der gelben Bl.
	2. Okt. 1915, 10h a. m.	25. Okt. 1915, 10 h a. m.
Witterung:	hell, zeitweise sonnig.	sonnig, kalt.
Beschaffenheit:	voll ausgewachsene, rein grüne Blätter. Beim Trocknen verfärben sie sich namentlich unterseits teilweise oder auch ganz zu graugelblich grünen Farbtönen.	ebenfalls voll ausgewachsene, kräftige Blätter. Ihre außerordentlich reines, gleichmäßiges, intensives Herbstgelb veranlaßte ihre Wahl als Versuchsobjekt. Die Farbe bleicht beim Trocknen in manchen Blättern stark aus.

Da wegen des ungleichen Ausfalls der Resultate ungewöhnlich viele Versuche angestellt wurden, war das Blattmehl in verschiedenen Mahlprozessen hergestellt, und daher bei späteren Versuchen minderwertiger als bei früheren.

Verlauf der Untersuchung:

Schwierigkeiten bereitet in allen Versuchen die Überführung des Xanthophylls in Äther, bei einigen Versuchen VII und VIII und in hohem Maße bei Versuch IX kommt dazu unvollständige

Verseifung und dadurch bedingte Ungenauigkeit der colorimetrischen Messung.

Farbe des Blattmehls	der grünen Bl.	der gelben Bl.
vor der Extraktion	204—184	177
nach der Extraktion	153 C	172
Farbe des Acetonwassers	253 A	153 A
des A.-W. der Vorextraktion	171—166	156—161

Colorimetrische Messung.

Versuch		Schichthöhe der Lösungen in den Meßzylindern des Colorimeters: Carotin der grünen Bl. $: K_2Cr_2O_7$	Carotin der gelben Bl. $: K_2Cr_2O_7$	Xanthophyll der grünen Bl. $: K_2Cr_2O_7$	Xanthophyll der gelben Bl. $: K_2Cr_2O_7$
Nov. 1915	I	50 : 15	50 : 10	50 : 26 × 2	50 : 12 × 2
Nov. 1915	II	50 : 14,5	50 : 15	50 : 38 × 2	50 : 20 × 2
Dez. 1915	III	50 : 30	50 : 27	50 : 21 × 2	50 : 21 × 2
Dez. 1915	IV	50 : 27	50 : 18,5	50 : 43 × 2	50 : 70 × 2
März 1916	V	50 : 22,5	50 : 13	50 : 72 × 2	50 : 75 × 2
März 1916	VI	50 : 27	50 : 27	50 : 23 × 2	50 : 31 × 2
März 1916	VII	50 : 20	50 : 27	50 : 23 × 2	50 : 33 × 2
März 1916	VIII	50 : 11	50 : 14	50 : 12 × 2	50 : 18 × 2
Juni 1916	IX	50 : 25	50 : 48	50 : 36 × 2	50 : 28,5 × 2
Juni 1916	X	50 : 25	50 : 25	50 : 36 × 2	50 : 36 × 2

Carotinbestimmungen mit Hilfe des Petrolätherverfahrens wurden nicht ausgeführt. Zu Versuch I und II wurden je 4, zu allen anderen je 5 gr Blattmehl verwendet. Bei Versuch IX u. X hat eine 4-stündige Vorextraktion mit 125 ccm 25 prozentigem Aceton stattgefunden. Der Schleimgehalt machte das Absaugen dieses Acetons auf der Nutsche unmöglich. Deswegen wurde durch Glaswolle filtriert. Das Filtrat war bei gelben und grünen Blättern fast gleichmäßig gelb gefärbt, gab aber an Äther keinen Farbstoff ab.

Versuch IX und X wurden gleichzeitig, nebeneinander ausgeführt. Sie zeigten keine Unterschiede bis zur Trennung von Carotin und Xanthophyll der gelben Blätter. Da die Resultate beider Versuche für die grünen Blätter gut übereinstimmten, vermutete ich, daß in Versuch IX vielleicht eine Reduktion des Xanthophylls zu Carotin eingetreten sei. Um eine eventuelle, wenn auch schwache Bestätigung für diese Vermutung zu erlangen, vereinigte ich die Carotin- und Xanthophyllösung jedes Versuches, und konnte dann colorimetrisch den gleichen Farbwert der Gesamtmenge gelber Farbstoffe in beiden Versuchen feststellen.

Trotzdem sagen auch diese letzten Versuche nichts Sicheres

über das Verhalten von Carotin und Xanthophyll bei der Herbstfärbung von *Ginkgo* aus. Am wahrscheinlichsten ist es wohl, daß beide Farbstoffe dabei quantitativ unverändert bleiben.

11. Versuch: *Lepidium Draba.*

Ein in der ersten Hälfte des April gepflückter als Herbarpflanze eingelegter Sproß von *Lepidium Draba* hatte sich nach einigen Tagen, bevor er lufttrocken war, ganz gleichmäßig kräftig dottergelb gefärbt. Um zu untersuchen, wie sich während dieser vorzeitigen Herbstfärbung, die unter Lichtabschluß an einem noch noch nicht blühreifen, langsam vertrocknenden Sproß zustande gekommen war, Carotin und Xanthophyll verhielten, wurde an dem betreffenden Standort alles vorhandene Material gesammmelt. Es wuchs am Rande eines zum Teil mit Schutt angefahrenen Weges in der Nähe von Münster, vollständig unbeschattet.

Die Blätter wurden diesmal nicht am Sproß belassen — weil es bei der Ungleichmäßigkeit der Stengel dann nicht möglich gewesen wäre, von gleichen Gewichtsmengen der Blätter auszugehen — sondern abgepflückt und von den Stielen befreit. Von den frischen Blättern wurden 6 mal 20 gr abgewogen, davon 3 Portionen getrennt zwischen Fließpapier gelegt, der Rest in 3 Parallelversuchen sofort verarbeitet. Eine Nacht lang standen diese Blätter zur Vorextraktion mit je 100 ccm 30 prozentigem Aceton in festschließenden Flaschen im Dunkeln. Die Zerkleinerung erfolgte durch Zerreiben mit je 50 gr Sand in einer innen rauhen Reibschale. Der entstandene Blattbrei wurde auf der Nutsche abgesaugt, darauf noch zweimal mit 100 ccm 30 prozentigem Aceton maceriert, wieder abgesaugt und dann die eigentliche Extraktion mit 100 ccm 90 prozentigem Aceton vorgenommen. Das zur Vorextrakton benutzte Aceton hatte einen geringen Teil der grünen Pigmente mitgeführt, es wurde deshalb so oft mit Äther überschüttet, bis derselbe sich auch bei längerem Stehen nicht mehr anfärbte. Auch dann war das Aceton noch deutlich grünlich.

Die farbstoffhaltigen Äthermengen wurden vereinigt und verseift. Dieser Prozeß vollzog sich beim ersten Schütteln auf der Maschine vollständig. Der Methylalkohol aller 3 Fraktionen gab das Xanthophyll bei Wasserzusatz restlos an den Äther ab. Nach 14tägigem Lagern im Herbar wurde die inzwischen lufttrockene zweite Hälfte der Blätter verarbeitet. Diese hatten ihre Farbe verhältnismäßig wenig verändert. Die älteren Blätter waren etwas heller gelblich grün, einige jüngere mattgelb geworden. Keines der Blätter erinnerte im Farbton auch nur entfernt an das kräftige, harte Gelb, das der die Untersuchung veranlassende beblätterte Sproß während 8tägigen Lagerns im Herbarium angenommen hat.

Die Verarbeitung der getrockneten Blätter erfolgte wie bei den grünen. Im Analysenverlauf der gelben und grünen Blätter — wie ich sie kurz bezeichnen will — zeigten sich keine nennenswerten Unterschiede.

Farbe des Acetonwassers

	der grünen Bl.	der gelben Bl.
bei der Vorextraktion	253	216
bei der Hauptextraktion	heller als 222	heller als 222

Colorimetrische Messung.

Schichthöhe der Lösungen in den Meßzylindern des Calorimeters					
Extraktions-mittel	Versuch	Carotin der		Xanthophyll der	
		grünen Bl. : $K_2Cr_2O_7$	gelben Bl. : $K_2Cr_2O_7$	grünen Bl. : $K_2Cr_2O_7$	gelben Bl. : $K_2Cr_2O_7$
	I u. III	50 : 15	50 : 27	50 : 21 × 2	50 : 20 × 2
	II u. IV	50 : 15	50 : 27	50 : 21 × 2	50 : 20 × 2

Die unter Lichtabschluß langsam abgestorbenen Blätter haben einen größeren Carotingehalt als die grünen, das Xanthophyll dagegen ist während dieses Vorganges so gut wie unverändert geblieben.

Dieser Versuch könnte als weiterer Beweis für die schon lange bekannte Möglichkeit der Carotinbildung unter Lichtabschluß aufgefaßt werden.

Es wäre von Interesse gewesen, festzustellen, ob die auffallend kräftige Gelbfärbung der am Sproß getrockneten Blätter und dieses Sprosses selbst auch auf Carotinbildung im Dunkeln zurückgeführt werden muß. Daß die vom Grün bis dahin verdeckten gelben Farbstoffe diese starke Pigmentierung verursacht haben könnten, ist wenig glaubhaft, wenn man die matte, helle Grünfärbung von *Lepidium Draba* in Betracht zieht. Leider war es mir bisher unmöglich, mir das zur Entscheidung dieser Frage nötige Material zu beschaffen.

Eine Deutung der Vorgänge bei der Herbstfärbung in Verbindung mit diesem vereinzelten Versuch ist in keiner Weise gerechtfertigt.

Folgende 2 Versuche galten einem Vergleich des Carotins und Xanthophylls in grünen und weißen Blatteilen panachierter Blätter, bezw. in vollkommen weißen und grünen Schattenblättern derselben Pflanze.

12. Versuch: *Aesculus Hippocastanum*,

derselbe Baum, der zu früheren Versuchen grüne und gelbe Lichtblätter geliefert hat. An seinem unteren und mittleren Stammteil treiben alljährlich zahlreiche Schößlinge von geringer Dicke gelblich bis grünlich-weiße, zarte Blätter. Neben und zwischen diesen Sprossen treten vereinzelt Zweige mit grünem Laube auf. Die weißen Blätter erreichen weder die Größe noch die Dicke normaler Blätter und sind von erheblich kürzerer Lebensdauer.

Solche weiße und in ihrer Nachbarschaft wachsende grüne Schattenblätter wurden gegen Mitte Mai 1916, 12 Uhr mittags, bei sonnigem, warmem Wetter gepflückt und im Dunkeln bei 30° getrocknet. Von den weißen Blättern bräunte sich dabei ein großer Teil, der nicht verwendet werden konnte. Die grünen Blätter waren, namentlich mit Bezug auf die Gefäßbündelstränge, erheblich derber als die weißen. Darum wurden aus beiden Blattsorten vor dem Zermahlen alle gröberen Blattnerven entfernt. Das Blattmehl war weniger fein als sonst bei gleicher Herstellungsweise. Die Extraktion vollzog sich infolgedessen langsamer. Als nach 4-stündiger Behandlung auf der Nutsche immer noch gröbere, gefärbte Teilchen zu erkennen waren, wurde die Extraktion weitere 4 Stunden in einer Standflasche fortgesetzt und die gesammelten Acetonextrakte nach und nach in eine entsprechend größere Menge Äther eingegossen. Bis zum farblosen Abfließen des Waschwassers war 6 maliges Auswaschen nötig.

Das Verseifungsprodukt der weißen Blätter färbte sich dunkelbraun. Die Überführung des Xanthophylls der grünen Blätter verlief glatt, von den holzgeistigen Entmischungen des Xanthophylls der gelben Blätter gab keine ihren Farbstoffgehalt gleich vollständig ab an den Äther. Der Holzgeist blieb nach Wasserzusatz gelblich gefärbt und weißlich trübe. Nach 3 maligem Ausäthern war Farbstoff und Trübe vom Äther aufgenommen. Dieselbe Trübung schied sich auch in der Petrolätherlösung des Carotins aus beim Auswaschen derselben. Sie konnte durch Filtration entfernt werden.

Der starke Xanthophyllgehalt erforderte 6 malige Fraktionierung des Petroläthers mit Holzgeist und eine Verdünnung auf 200 ccm, ehe der geeignete Farbton erreicht war.

Farbe des Blattmehls	der grünen Bl.	der weißen Bl.
vor der Extraktion	283—279	etw. dunkler als 178 D
nach der Extraktion	153 D	157—153 D
Farbe des Acetonwassers	278 D	0221

Colorimetrische Messung.

Schichthöhe der Lösungen in den Meßzylindern des Colorimeters					
Extraktionsmittel	Versuch	Carotin der		Xanthophyll der	
		grünen Bl. : $K_2Cr_2O_7$	gelben Bl. : $K_2Cr_2O_7$	grünen Bl. : $K_2Cr_2O_7$	gelben Bl. : $K_2Cr_2O_7$
Aceton	I u. III	50 : 75	50 : 8	50 : 72 × 4	50 : 9 × 2
	II u. IV	50 : 75	50 : 8	50 : 72 × 4	50 : 9 × 2

13. Versuch: *Ulmus campestris.*

Alter und Standort: Etwa 4 m hoher, kümmerlicher Baum, innerhalb einer Reihe alter hoher Ulmen und von diesen im Lichtgenuß stark beeinträchtigt. Die Krone ist spärlich und ungleichmäßig entwickelt. Die

Blätter sind ziemlich großfleckig dunkelgrün, hellgrün und weiß, einige vollständig grün oder weiß. An den weißen Flecken ist das Palisaden- und das Schwammparenchym dünner als an den grünen. In den hellgrünen Partien führt nur das Schwammparenchym Chlorophyll.

Entnahme der Blätter: Von den unteren Zweigen der W.-Seite.

Zeit des Einsammelns: 24. Juni 1916, 10—11 h a. m.

Witterung: hell und sonnig.

Verlauf der Untersuchung.

Aus den Blättern wurden gleich nach dem Einsammeln 40 g weiße und 40 gr grüne — dunkelgrüne — Stückchen herausgeschnitten, davon jedesmal die eine Hälfte gleich verarbeitet, die andere Hälfte unter einer Glasglocke in einem dunklen, kühlen Kellerraum aufbewahrt. Das Zerkleinern geschah, wie bei *Lepidium*, durch Zerreiben mit Sand. Vorextraktion war wegen des hohen Schleimgehaltes der grünen Blatteile nicht möglich. Bei Versuch I und III mußte das zur Vorextraktion dienende 30 prozentige Aceton von der Nutsche wieder abgegossen und durch Zugabe wasserfreien Acetons der Schleim fortgelöst werden, damit der Blattbrei wieder durchlässig wurde. Das Xanthophyll der weißen Blatteile ließ sich mühelos, das der grünen erst nach mehrmaligem Ausäthern dem Holzgeist entziehen.

Farbe des Blatt-Sand-Gemisches

	der grünen Bl.-Teile	der weißen Bl.-Teile
nach der Extraktion	103 D	103 B
Farbe des Acetonwassers	166	153 B—178 B

Colorimetrische Messung.

Extraktionsmittel	Versuch	Carotin der grünen Bl. : $K_2Cr_2O_7$	Carotin der gelben Bl. : $K_2Cr_2O_7$	Xanthophyll der grünen Bl. : $K_2Cr_2O_7$	Xanthophyll der gelben Bl. : $K_2Cr_2O_7$
Aceton	I u. III	50 : 49 × 2	50 : 7	50 : 64 × 4	50 : 8 × 2
	II u. IV	50 : 49 × 2	50 : 8	50 : 67 × 4	50 : 10 × 2

(Schichthöhe der Lösungen in den Meßzylindern des Colorimeters)

Der colorimetrisch gemessene Chlorophyllgehalt der grünen und weißen Blatteile verhielt sich ungefähr wie 16 : 1.

Das zu den Versuchen II und IV verwendete Material, das eine geringe Vermehrung der gelben Farbstoffe zeigte, hatte 3 Tage kühl und dunkel gelagert.

Aus den Versuchen 12 und 13 ist zu erkennen, daß in farblosen Zellen panachierter oder ganz weißer Blätter alle 4 Chloroplastenpigmente fehlen. Die geringen Mengen Carotin und Xanthophyll, die aus den farblosen Blatteilen extrahiert wurden, dürften aus den Schließzellen und sonstigen, vereinzelten, grünen Zellen der makroskopisch farblos erscheinenden Blattstücke stammen.

Zusammenstellung der Resultate aus den Untersuchungen grüner und gelber Blätter des Herbstes 1915.

Pflanze	Extraktionsmittel	Carotingehalt der grünen Bl.	Carotingehalt der gelben Bl.	Xanthophyllgeh. der grünen Bl.	Xanthophyllgeh. der gelben Bl.
Aesculus Hippocast.	Acet.	28	27	44 × 2	34 × 2
	P.-Ä.	26	28		
Acer platanoides	Acet.	66,5	85	105 × 2	84 × 2
	P.-Ä.	—	—		
Fagus silvatica	Acet.	17	10	34 × 2	12 × 2
	P.-Ä.	17	10		
Platanus orientalis	Acet.	11	9	17 × 2	14 × 2
	P.-Ä.	11	9		
Parrotia persica	Acet.	14	10	14 × 2	12 × 2
	P.-Ä.	15	15		
Vitis coignetiae	Acet.	23	12	52 × 2	24 × 2
	P.-Ä.	82	40		
Polygonum sacchalinense	Acet.	28	10	52 × 2	11 × 2
	P.-Ä.	—	—		
Salix caprea	Acet.	20	11,5	28 × 2	28 × 2
	P.-Ä.	37	23		
Taxodium distichum	Acet.	12	18	37 × 2	38 × 8
	P.-Ä.	12	18		
Gingko biloba	Acet.	25	25	36 × 2	36 × 2
	P.-Ä.	—	—		
Lepidium Draba	Acet.	15	27	21 × 2	20 × 2
	P.-Ä.				
		grüne Bl.	weiße Bl.	grüne Bl.	weiße Bl.
Sommerblätter: *Aesculus Hippoc.*	Acet.	75	8	72 × 4	9 × 2
Sommerblätter: *Ulmus camp.*	Acet.	49 × 2	7	64 × 4	8 × 2
		grüne Sommerblätter getrocknet bei			
		30° i. D.	90° i. D.	Sonnenl. Zimmertmp.	
Sommerblätter: *Fagus silvatica*	Carot.	33	25	17	
	Xanth.	59 × 2	28 × 2	55 × 2	

In allen aus dem frühzeitig kalten, feuchten Herbst 1915 stammenden Blättern ist, mit Ausnahme von *Taxodium distichum* und *Acer platanoïdes,* der Gehalt der gelben Blätter an Carotin und Xanthophyll geringer, als der der grünen. Die herbstlichen Vorgänge bei *Taxodium* sind wahrscheinlich ihrem Wesen nach von denen der blattwerfenden Laubpflanzen verschieden und deshalb für sich gesondert zu betrachten. So bleibt von allen Pflanzen nur *Acer platanoïdes* — ein unter anomalen Bedingungen gewachsenes Kümmerexemplar — als Beispiel für Vermehrung des Carotins. Das Xanthophyll hat bei *Acer,* wie Carotin und Xanthophyll bei allen anderen untersuchten Pflanzen, abgenommen.

Ein gegenteiliges Resultat hatten die Versuche des vorhergehenden Jahres mit mildem, lange frostfreiem Herbst. Das Carotin hatte sich bei der Mehrzahl der Pflanzen stark vermehrt, nur bei *Salix babylonica, Broussonetia papyrifera, Maclura aurantiaca*, Pflanzen mit spät einsetzender Verfärbung, besaßen die gelben Blätter geringere Carotinmenge als die grünen. Augenscheinlich sind daher Carotin-, vielleicht auch Carotin- und Xanthophyllvermehrung oder Verminderung der Blätter im Herbst von äußeren Bedingungen abhängig.

Ein Vergleich der Carotinmenge grüner Herbst- und Sommerblätter von *Aesculus Hippocastanum* und *Fagus silvatica* zeigt aber, daß schon vor dem Beginn der äußerlich sichtbaren, herbstlichen Vorgänge im Blatte Änderungen sich vollziehen, die die gelben Pigmente stark beeinflussen. Willstätter gibt für grüne Blätter ganz im Allgemeinen annähernde Konstanz der gelben und grünen Chloroplastenfarbstoffe an. Es wäre daher nachzuprüfen, von welcher Lebensperiode der Blätter an diese Konstanz gestört wird und die den Laubfall vorbereitende Umgestaltung der normalen Lebensvorgänge beginnt.

Vielleicht würde sich zeigen, daß herbstliche Farbänderung und Beginn der nekrobiotischen Phase nicht zusammenfallen, sondern die sich unserm Auge so deutlich bemerkbar machende herbstliche Verfärbung ein späteres Stadium dieser Phase charakterisiert.

Als weitere Tatsache läßt sich aus dem Vergleich der Analysenzahlen erkennen, daß Aceton und Petroläther in Bezug auf Extraktion ungleichwertig sind. Bei *Parrotia persica* — gelbe Blätter — bei *Vitis coignetiae* und *Salix caprea* — grüne und gelbe Blätter — zeigen die Petrolätherextrakte einen beträchtlich größeren Gehalt an Carotin an als die Acetonextrakte.

Das Maximum der Unterschiede findet sich bei *Vitis coignetiae*. Ich kann mir diese Tatsache vorläufig nur so erklären, daß Petroläther neben Carotin einen Farbstoff extrahiert, der sich durch Verseifung mit methylalkoholischer Kalilauge und Auswaschen mit Wasser nicht von ihm trennen läßt. Nur bei den teilweise rot gefärbten Blättern und bei *Salix caprea* mit sehr dunkelgelber Herbstfarbe findet sich dieser Unterschied. Daß Petroläther tatsächlich einen roten Farbstoff mit aufnimmt, der durch die weiteren Isolierungsprozesse nicht vollständig entfernt wird, war deutlich zu erkennen bei einem Petrolätherextrakt von *Taxodium distichum*. Dieser ließ nach seiner Fertigstellung beim Einfließen in den Meßkolben auf dem Filter eine kleine Menge roten Farbstoffs zurück, der Filter und Natriumsulfat deutlich hellrosa anfärbte.

Bei Pflanzen mit reingelben Herbstblättern geben Aceton- und Petrolätherextrakte gleiche Resultate, bei den übrigen immerhin gleichsinnige.

V. Zusammenfassung der Ergebnisse.

Als Resultate der vorläufigen Untersuchungen, die nach verschiedenen Richtungen einer Ergänzung bedürfen, läßt sich über

die Bedeutung des Carotins und Xanthophylls für die Herbstfärbung Folgendes aussagen:

1. Carotin und Xanthophyll beteiligen sich an der herbstlichen Blattpigmentierung während der nekrobiotischen Phase, wobei Xanthophyll das Carotin mindestens um das Doppelte übertrifft.

2. Für den im Herbstblatt auftretenden Farbton sind neben den gelben Chloroplastenpigmenten andere in Wasser, bezw. stark verdünntem Aceton lösliche, gelbe bis gelbbraune Farbstoffe verantwortlich zu machen.

3. Die Menge von Carotin und Xanthophyll im Herbstblatt, verglichen mit der des grünen Blattes kurz vor der Vergilbung, wechselt je nach der Pflanzenart. Sie ist außerdem stark abhängig von äußerem Wachstumsbedingungen.

4. Quantitative, genetische Beziehungen zwischen den grünen und gelben Farbstoffen des Chloroplasten scheinen nicht zu bestehen, vielmehr ist es wahrscheinlich, daß das Schwinden der grünen Pigmente und die Vermehrung oder Verminderung der gelben Prozesse sind, die unabhängig von einander verlaufen. Wenn im Herbst das Blattgrün sich zersetzt und der Stickstoffgehalt des Blattes bis auf kleine Mengen schwindet, vermindert sich bei ungünstiger Witterung auch der Gehalt an Carotin und Xanthophyll, bei günstigen äußeren Bedingungen dagegen kann er eine nicht unbeträchtliche Vermehrung erfahren.

5. In den farblosen Teilen panachierter Blätter fehlen alle 4 Chloroplastenpigmente.

6. Carotin und Xanthophyll sind verschieden empfindlich gegen Licht und hohe Temperatur. Während nach den Angaben der Literatur extrahiertes Xanthophyll leichter zersetzlich durch das Licht ist als Carotin, scheinen die beiden Pigmente im lebenden Blatt ihre Eigenschaften zu tauschen.

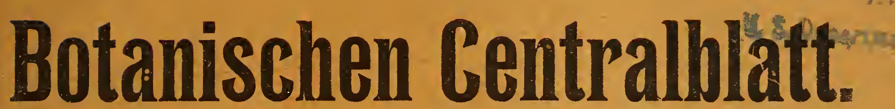
Gegen hohe Temperatur ist allem Anschein nach Xanthophyll empfindlicher als Carotin.

7. Aus anthocyanführenden Blättern wird durch Petroläther mit dem Carotin ein Farbstoff extrahiert, der sich beim Verseifen und Auswaschen nicht restlos vom Carotin trennt. Zur Bestimmung des Carotingehaltes in Anthocyan führenden Blättern dürfte sich daher das Petrolätherverfahren nicht eignen.

Die Untersuchungen dieser Arbeit wurden im botanischen Institut der westfälischen Wilhelms-Universität Münster ausgeführt, das von Herbst 1914 bis Ostern 1917 unter der vertretungsweisen Leitung des Herrn Privatdozenten Dr. A. Heilbronn stand. Ihm fühle ich mich zu aufrichtigem Dank verpflichtet für die Anregung zu dieser Arbeit, sein in liebenswürdiger Weise erzeigtes Interesse an derselben und seine wertvollen Ratschläge.

Beihefte

zum



Botanischen Centralblatt.

Original-Arbeiten.

Herausgegeben

von

Geh. Regierungsrat Prof. Dr. O. Uhlworm
in Bamberg.

Band XXXV.

Erste Abteilung:
Anatomie, Histologie, Morphologie und Physiologie der Pflanzen.

Heft 3.

1918
Verlag von C. H
Dresde

Ausgegeben am

33

ßt

ge

rt
or
it
a-

Bestell-Zettel

An die Buchhandlung ....

in ....

Ich bestelle hiermit

.... *Exempl.* ***„Beihefte zum Botanischen Centralblatt“.***
Band XXXVI. Erste Abteilung. Preis M. 20.—.

Verlag von C. Heinrich, Dresden-N.

Ort und Datum: ....

Name und Stand: ....

Genaue Adresse: ....



Über die Formen der Peronospora parasitica (Pers.) Fries.

Ein Beitrag zur Speziesfrage bei den parasitischen Pilzen.

[Aus dem Botanischen Institut in Bern.]

Von

Ernst Gäumann.

Mit 47 Abbildungen im Text.

Einleitung.

Die Frage, ob sämtliche Cruciferen bewohnenden Peronosporaindividuen ein und derselben Art angehören, ist beinahe so alt wie die Kenntnis der *Peronospora parasitica* selbst. Nachdem nämlich Persoon (1796, p. 96) als erster die *Peronospora* auf *Capsella Bursa pastoris* mit dem Namen *Botrytis parasitica* belegt hatte, beschrieb Sowerby (1803, t. 400) auf *Alliaria officinalis* eine neue, nach unsern jetzigen Kenntnissen hier einzufügende Spezies, nämlich den *Mucor Erysimi,* und damit war schon vor mehr als 100 Jahren das Problem geschaffen, das wir heute lösen möchten: Es lagen für den falschen Mehltau auf den Cruciferen 2 verschiedene Namen vor, und es fragte sich nun, ob diese beiden Namen auch wirklich 2 verschiedenen Pilzen entsprachen. Der nächstfolgende monographische Bearbeiter der *Fungi,* Elias Fries (1819, p. 403), ging freilich einer direkten Entscheidung noch aus dem Wege. Er gibt unter den laufenden Nummern nur *Botrytis parasitica* an, weist aber in einer Anmerkung auf den *Mucor Erysimi* hin, der der *Botrytis* sehr nahe stehe und von ihr kaum zu unterscheiden sei. — Die spätern Forscher, z. B. Corda (1842, p. 52), verloren dann diese spezielle Streitfrage aus den Augen, haben sich aber doch immer wieder, wenigstens indirekt, mit diesem Problem beschäftigt, indem ja auch sie in jedem einzelnen Falle zu entscheiden hatten, wieweit sie die Grenzen ihrer jeweiligen Peronosporaarten ziehen wollten. Unger (1847, p. 314) führt z. B. für seine *Peronospora conferta* neben 2 Cruciferen auch 1 *Phyteuma* und 1 *Cerastium* als Wirte an und scheint deshalb unsere jetzige Gattung *Peronospora* beinahe als eine einzige Spezies aufzufassen. Erst De Bary (1863, p. 110) hat hier vorläufige Klarheit geschaffen, indem er alle Cruciferen und Resedaceen bewohnenden Formen zu einer Spezies zusammenstellte.

Diesem Modus sind die neueren Bearbeiter, Berlese und de Toni (1888, p. 249), Schröter (1889, p. 244), Alfred Fischer (1892, p. 476), Berlese (1898, p. 32), Jaczewsky (1901, p. 159) und Massee (1913, p. 26) größtenteils gefolgt. Nur in einem Punkte wichen sie nach persönlichem Gutfinden von dem De Baryschen Standpunkte ab, nämlich in Bezug auf die Form auf *Reseda lutеola,* die sie bald mit *Peronospora parasitica* vereinigen, bald von ihr abtrennen. — Andererseits machte sich aber, wenigstens

unter den sammelnden Mykologen, die Ansicht geltend, daß die Einheitlichkeit auch der Cruciferen bewohnenden Peronosporaformen doch nicht über alle Zweifel erhaben sei. Dies geht hervor aus der großen Zahl der „formae" auf den Etiketten ihres Herbarmaterials; so kennen wir z. B. allein von de Thümen die formae *Alliariae, Berteroae, Napi oleiferae, Capsellae, Cardamines amarae, Card. sylvaticae, Erysimi cheiranthoides, Erys. repandi, Nesliae, Thlaspeos arvensis, Thl. perfoliati* u. s. w. Den entscheidenden Schritt unternahm aber erst Berlese. Er hatte nämlich (1898, p. 40) auf *Phyteuma* eine *Peronospora Niessleana* beschrieben; da es sich nun aber nachträglich herausstellte, daß das Phyteumablatt zu *Alliaria* gehörte, übertrug er diesen Namen 1904 (p. 275) auf die *Peronospora* auf *Alliaria* und hat so als erster den Grundsatz der Einheitlichkeit der *Peronospora parasitica* durchbrochen. In dieser Bahn ist dann vor 4 Jahren (1914, p. 197) G. W. Wilson weitergeschritten und hat die *Peronospora parasitica* (Pers.) Tul. aufgelöst in 3 Arten, nämlich die *Per. parasitica* (Pers.) Fries auf der Mehrzahl der Cruciferenwirte, *Per. Niessleana* Berlese auf *Alliaria officinalis* und *Per. Lepidii* (Mc. Alp.) G. W. Wilson auf einigen Lepidium-, Arabis-, Coronopus- und Roripa- etc. Arten.

Unsere Aufgabe ist demnach wesentlich dieselbe, wie Berlese sie sich gestellt, nämlich die Frage zu lösen, ob die Spezies *Peronospora parasitica* (Pers) Tul. in morphologischer und biologischer Beziehung einheitlich sei oder ob sie sich, gleich manchen Uredineen-Arten, aufspalten lasse. Die große Zahl der Wirte, die mir aus der Literatur und aus Herbarien bekannt wurden, ließ ja von vornherein eine in gewissem Sinne bejahende Antwort erwarten. Als Wirtspflanzen sind nämlich zu verzeichnen (die Formen, die ich selbst gesehen habe, sind durch ein Sternchen hervorgehoben):

1. **Alliaria officinalis* Andrz.
2. * „ *Wasabi* (Maxim.) Prantl.
3. **Alyssum calycinum* L.
4. * „ *campestre* L.
5. * „ *incanum* L.
6. „ *maritimum* Lam. (Halsted, 1891, p. 248).
7. **Arabis albida* Stev.
8. * „ *alpina* L.
9. * „ *arenosa* Scop.
10. „ *Gerardi* Bess. (Alfred Fischer, 1892, p. 477).
11. * „ *glabra* Bernh.
12. „ *Halleri* L. (Alfred Fischer, 1892, p. 477).
13. * „ *hirsuta* (L.) Scop.
14. „ *Holboellii* Hornem (Berlese, 1898, p. 272).
15. „ *laevigata* DC. (Justs Jahresbericht).
16. * „ *oxyphylla* Greene.

17a.* „ *Turrita* L.

17b. „ *virginica* (L.) Toel. (Wilson, 1914, p. 199).

18. **Barbaraea vulgaris* R. Br.
19. **Berteroa incana* (L.) DC.
20. * „ *mutabilis* DC.

21a. **Biscutella laevigata* L.

21b. *Brassica juncea* Coss. (Sylow u. Butler 1912, p. 245).

22. * *Brassica Napus* L.
23. „ *nigra* (L.) Koch (Wilson, 1907, p. 83).
24. * „ *oleracea* L.
25. * „ *Rapa* L.
26. * *Bunias orientalis* L.
27. * *Calepina irregularis* (Asso) Thellung.
28a. *Camelina foetida* Fr. (Alfred Fischer, 1892, p. 477).
28b. „ *liniecola* Schimp. (Lind, 1913, p. 64).
29. * „ *microcarpa* Andrz.
30. * „ *sativa* (L.) Crantz.
31. * *Capsella Bursa pastoris* (L.) Mönch.
32. * „ *pauciflora* Koch.
33. * *Cardamine amara* L.
34. * „ *bulbifera* (L.) Crantz.
35. * „ *bulbosa* (Schreb.) B. S. B. (Wilson, 1908, p. 545).
36. „ *enneaphylla* RBr. (Alfred Fischer, 1892, p. 477).
37. „ *glandulosa* Waldst. & Kit. (Alfr. Fischer, 1892, p. 477)
38. „ *heterophylla* Wood (Wilson, 1908, p. 545).
39. * „ *hirsuta* L.
40. „ *Impatiens* L. (Alfred Fischer, 1892, p. 477).
41. * „ *laciniata* Wood.
42. * *Dentaria macrophylla* Bge.
43. *Cardamine maxima* Wood (Wilson, 1908, p. 545).
44. * „ *pinnata* (Lam.) RBr.
45. * „ *pratensis* L.
46a. „ *quinquefolia* M. B. (Wilson, 1908, p. 34).
46b. „ *annuus* L. (Lagerheim, 1884, p. 153).
47. * *Cheiranthus Cheiri* L.
48. * *Chorispora tenella* DC.
48b. *Cochlearia danica* L. (Lind, 1913, p. 64).
49. * *Conringia orientalis* Dum.
50a. *Crambe Sewerzowi* Regel (Jaczewski, 1901, p. 161).
50b. *Diplotaxis muralis* DC. (Jaap, 1904, p. 4).
51. * *Diplotaxis tenuifolia* (L.) DC.
52a. * *Draba caroliniana* Walt.
52b. „ *hirta* L. (Blytt, 1896, p. 20).
53. * „ *nemorosa* L.
54a. * *Erophila verna* (L.) E. Mey.
54b. *Eruca sativa* Mill. (Sydow & Butlar, 1907, p. 512).
55. * *Erucastrum Pollichii* Sch. & Sp.
56. * *Erysimum cheirantoides* L.
57. * „ *crepidifolium* Reichb.
58. * „ *hieracifolium* L.
59. * „ *repandum* L.
60. * *Hesperis matronalis* L.
61. *Iberis amara* L. (briefl. Mitteil. v. Herrn Dr. A. Eberhardt in St. Immer, Ct. Bern).
62. * *Isatis tinctoria* L.
63a. *Jodanthus pinnatifidus* (Mich.) Stend. (Wilson, 1908, p. 545).
63b. *Lepidium apetalum* Willd. (Wilson, 1914, p. 199).

64. * *Lepidium campestre* (L.) RBr.
65. „ *densiflorum* Schrad. (Wilson, 1908, p. 546).
66. * „ *Draba* L.
67. „ *intermedium* A. Gray. (Berlese, 1898, p. 272).
68. * „ *latifolium* L.
69. „ *pubescens* Desv. (Berlese, 1898, p. 272).
70. * „ *ruderale* L.
71a. * „ *sativum* L.
71b. „ *spicatum* Desv. (Spegazzini, 1891, p. 35).
72. * „ *virginicum* L.
73. * *Lunaria annua* L.
74. * „ *rediviva* L.
75. * *Matthiola incana* RBr.
76. * *Neslea paniculata* (L.) Desv.
77. * *Raphanus Raphanistrum* L.
78. * „ *sativus* L.
79. * *Reseda luteola* L.
80. *Roripa armoracea* (L.) Hitchc. (Wilson, 1908, p. 546).
81. *Nasturtium bonariense* DC. (Berlese, 1898, p. 272).
82. *Roripa hispida* (Desv.) Britton (Wilson, 1908, p. 546).
83. * „ *islandica* (Oeder) Schinz et Thellung.
84. * *Nasturtium montanum* Wal.
85. * *Roripa Nasturtium aquaticum* (L.) Beck.
86. „ *obtusa* (Nutt.) Britton (Wilson, 1908, p. 546).
87. „ *sessiliflora* (Nutt.) Hitch. (Wilson, 1908, p. 546).
88. „ *sinuata* (Nutt.) Hitch. (Wilson, 1908, p. 546).
89. * „ *silvestris* (L.) Besser.
90. „ *Walteri* (Ell.) Mohr. (Wilson, 1908, p. 546).
91. * *Senebiera pinnatifida* DC.
92. * *Sinapis alba* L.
93. * „ *arvensis* L.
94. * *Sisymbrium canescens* Nutt.
95. * „ *incisum* Engelm.
96. * *Sophia intermedia* Rydb.
97. * *Sisymbrium Irio* L.
98. * „ *Loeselii* L.
99. * „ *officinale* L.
100. * „ *orientale* L.
101. * „ *pannonicum* Jacq.
102. * *Sophia pinnata* Howell.
103. * *Sisymbrium Sophia* L.
104. * *Stenophragma Thalianum* (L.) Cel.
105. * *Teesdalea nudicaulis* (L.) RBr.
106. * *Thlaspi alpestre* L.
107. * „ *arvense* L.
108. * „ *perfoliatum* L.
109. * *Turritis glabra* L.

Von diesen 119 Wirten, die aus allen Erdteilen, mit Ausnahme von Australien, stammen, habe ich demnach 83, also rund $^3/_4$,

erlangen können, indem mir die Herbarien des Kgl. Bot. Museums in Berlin, der Bot. Institute der Universitäten Algier, Bern, Tabor und der Herren D. Cruchet, P. Cruchet, O. Jaap, A. de Jaczewsky, Eug. Mayor und P. Sydow zur Verfügung standen. So möchte ich denn für die bereitwillige Zusendung ihrer Materialien und für sonstige Mitteilungen und Hinweise meinen besten Dank sagen den Herren Prof. Dr. J. C. Arthur in Lafayette, Ind., Prof. Dr. F. Bubák in Tabor, Pfarrer D. Cruchet in Montagny, Dr. P. Cruchet in Payerne, Dr. A. Eberhardt in St. Immer, Dr. Fairchild in Washington, O. Jaap in Hamburg, Prof. Dr. A. de Jaczewsky in Petrograd, Prof. Dr. G. Lindau in Berlin, Prof. Dr. René Maire in Algier, Dr. Eug. Mayor in Perreux, Dr. J. Rosenbaum in Washington, P. Sydow in Berlin und Dr. A. Thellung in Zürich. Besonders Herr Dr. Mayor hat sich meiner tatkräftig angenommen und mich auch in der Beschaffung frischen Infektionsmaterials sehr weitgehend unterstützt, sei es, daß er mich persönlich zu den Standorten geleitete, sei es, daß er auf besonderen Exkursionen auf meine Pilze achtete und mir ihr Vorkommen brieflich mitteilte. So ist es zu einem großen Teil sein Verdienst, wenn ich die *Peronospora* auf so zahlreichen Wirtspflanzen in frischem Zustande habe verwenden können.

Im speziellen bin ich zu sehr großem Dank verpflichtet meinem Lehrer, Herrn Prof. Dr. Ed. Fischer, unter dessen Leitung im Sommer 1914 gewisse Vorarbeiten und dann in den Jahren 1915 und 1916 die endgültigen Untersuchungen ausgeführt wurden. Er hat mir durch seine weiten Verbindungen die Beschaffung des fremden Herbarmaterials ermöglicht, mich durch stete Anteilnahme zum Weiterarbeiten aufgemuntert und mir durch seine Ratschläge manche vergebliche Mühe erspart.

Im fernern danke ich dem Personal des Botanischen Gartens für die verständnisvolle Besorgung meiner so zahlreichen Versuchspflanzen. Herr Obergärtner A. Schenk hat mich überdies in die Gärtnerei eingeführt und mir durch bereitwillige Auskunft über manche Schwierigkeit hinweggeholfen.

1. Teil.

Experimentelle und morphologische Untersuchungen.

Es standen mir zur Lösung meiner Aufgabe zwei Arbeitsmethoden zur Verfügung, die biologische der Infektionsversuche und die morphologische des Messens und Vergleichens. Was die erstere anbetrifft, so stellte sich die große Zahl der Wirte hindernd in den Weg. „Es leuchtet ein, daß solche Versuche einen ganz ungeheuren Umfang annehmen müssen und sehr wahrscheinlich an dem Umstand scheitern werden, daß nicht genug Infektionsmaterial beschafft werden kann. Auch die andere Forderung, Pilzmaterial von all den verschiedenen Wirten aufzutreiben, dürfte unüberwindlichen Schwierigkeiten begegnen. Man wird sich also auf eine Auswahl beschränken müssen und auch die Zahl der Wirtspflanzen nach der Menge des Infektionsmaterials bemessen". (Rytz, 1914, p. 79).

Abgesehen von diesen Schwierigkeiten in der Beschaffung einer genügenden Anzahl gesunder und kranker Wirtspflanzen, galt es aber auch, auf den gesunden Pflanzen wirklich zuverlässige Infektionen hervorzurufen, was ja bis anhin nur in beschränktem Maße gelungen war. Die Gründe dieses Mißerfolges liegen wohl darin, daß das von meinen Vorgängern verwendete Conidienmaterial gar nicht keim- und infektionsfähig war; denn die Keimfähigkeit der Conidien hängt, wie aus dem nachfolgenden Versuch hervorgeht, in hohem Maße von ihrem Alter ab.

Am 26. 7. 1916 infizierte ich 2 Töpfe, enthaltend eine große Zahl von Keimlingen von *Brassica oleracea,* mit Conidien der Form auf *Brassica oleracea*, stammend aus einer Versuchsreihe. Am 31. 7. zeigten sich auf der Unter- und Oberseite der Kotyledonen ausgedehnte Rasen. Diese wurden abends um 5 Uhr sauber abgepinselt, und am Tage darauf, am 1. 8. also, hatten sich an Stelle der alten Rasen üppige neue gebildet, die demnach höchstens 24 Stunden alt sein konnten. Ich riß nun die Pflänzchen einzeln aus und brachte auf 15 Objektträger durch Abschütteln so zahlreiche Conidien, daß sie schon von bloßem Auge als weißlicher Staub sichtbar waren. Diese Objektträger wurden nun unter einer Glasglocke im Laboratorium aufbewahrt, und an jedem der darauffolgenden Tage wurde je ein neuer mit Wassertropfen bedeckt, auf ein Zinkgestell gelegt, dieses in einen mit Wasser angefüllten Teller gebracht und schließlich das Ganze zur Erhaltung der Feuchtigkeit mit einer Glasglocke überdeckt. Am 2. 8. hatten 43% der gezählten Conidien auf dem am 1. 8. unter Wasser gesetzten Objektträger gekeimt; am 3. 8. auf Objektträger Nr. 2 (also am 2. 8. befeuchtet) 72 Proz.; am 4. 8. auf Nr. 3 56 Proz., am 5. auf Nr. 4 23 Proz., am 7. auf Nr. 5 3 Proz. und am 9. auf Nr. 6 8 Proz. Dann hörten die Keimungen auf. Dieser Versuch ist nun freilich in keiner Weise einwandfrei, indem die Beträge der Keimfähigkeit doch gar zu ungleichmäßig sinken; immerhin wissen wir nun, daß man mit 7 Tage alten Conidien auf keine Infektion mehr hoffen darf. Diese kurze Keimfähigkeit reduziert einerseits die Gefahr einer Fremdinfektion auf einen so minimalen Betrag, daß keine einzige meiner zahlreichen Kontrollpflanzen je krank geworden ist. Andererseits besitzt sie aber den großen Nachteil, daß die im Freien gesammelten, oft Wochen und Monate alten *Peronospora* Rasen für die Versuche keinen Wert mehr besitzen, indem ihre prozentuale Keimfähigkeit sehr gering oder gleich null ist und so die Erwartung irgendwelcher Infektionen nicht mehr rechtfertigt. Die auf Exkursionen gefundenen kranken Wirtsindividuen müssen vielmehr unter Glasglocken gebracht werden, die mit feuchtem Filtrierpapier ausgekleidet sind, und so bilden sich innerhalb 24 Stunden gewöhnlich sehr üppige neue Rasen, die dann erst Verwendung finden dürfen. Dieses Verfahren hat überdies den Vorteil, daß oft dieselben Pflanzen zwei- oder dreimal hintereinander Conidienträger liefern und entsprechend viele Infektionsreihen ermöglichen. Auf alle Fälle wurden bei jeder Versuchsreihe die Keimungsverhältnisse der Conidien nachgeprüft,

um doch wenigstens einen Anhaltspunkt für die Beurteilung negativer Resultate in die Hand zu bekommen. Diese Nachprüfung geschah im Anfang in der Weise, daß ich die conidienhaltige Flüssigkeit auf Objektträgern unter einer Gasglocke aufbewahrte und nach einiger Zeit — die Keimung trat oft schon nach 3 bis 4 Stunden ein — mikroskopisch den Erfolg kontrollierte. Da aber das Milieu in der feuchten Kammer ungleich günstiger ist als das auf den Versuchspflanzen, so stimmten oft die Ergebnisse mit den derart hervorgerufenen Erwartungen nicht überein, und dies veranlaßte mich im zweiten Arbeitsjahr, am Tag nach der Einleitung des Experimentes die Spuren der Infektionsflüssigkeit von den Blättern der Versuchspflanzen direkt unter das Mikroskop zu bringen und dort zu untersuchen. Dadurch war der Fehler der ungleichen Behandlung ausgeschaltet.

Durch diese fortlaufende Kontrolle wurde ferner die Wahrscheinlichkeit nahe gelegt, daß auch atmosphärische Einflüsse, die sich schwer fixieren lassen, Witterungsänderungen usw., bei der Keimung der Conidien eine große Rolle spielen. In gleicher Weise gelang mir in den Nordzimmern des Instituts kein einziger Versuch, so daß alle im Institut selber eingeleiteten Infektionsreihen in den nach Süden exponierten Laboratorien aufgestellt werden mußten. Dies sind alles Faktoren, die sich erst bei größerer Übung genügend berücksichtigen lassen, wie ja übrigens auch mir im ersten Arbeitsjahr die ersten 40 Reihen keine einwandfreien Resultate zeitigten.

Auch dann aber, wenn wirklich keimfähige Conidien sich hatten beschaffen lassen, war das Problem der sichern Infektion immer noch nicht gelöst. Denn es ergab sich, daß auch das Alter der zu infizierenden Pflanzen einen großen Einfluß auf den Erfolg besitzt, was übrigens von vornherein durch Beobachtungen von Magnus nahe gelegt war. Magnus führte nämlich schon 1896 (p. [39]) aus, daß eigentlich wenige Parasiten in der Form ihres Auftretens auf der Wirtspflanze derart bedingt seien von deren Entwicklungsstadium wie *Peronospora parasitica*. „So überzieht sie meist die ganze Unterseite der zart dünnen, krautigen Blätter von *Turritis glabra, Thlaspi arvense, Dentaria bulbifera* u. a. Auf den Keimpflanzen und jungen Pflänzchen von *Alliaria officinalis* überzieht sie ebenfalls die ganze Unterseite der Blätter, oder tritt dort in weit ausgedehnten Flächen auf, während sie auf den Blättern älterer Stöcke nur in kleinen, scharf umschriebenen Flächen auftritt. Dasselbe gilt von den Keimpflanzen aller Cruciferen. Ich habe es am schönsten an den Keimpflanzen von *Brassica oleracea* beobachtet. Diese Beispiele des verschiedenen Auftretens lassen sich leicht vermehren. Immer greift sie das junge und zarte Gewebe leichter an, breitet sich in demselben weiter aus als im ältern Gewebe, das z. T. ihren Angriffen gegenüber immun wird." Da nun aber *Cystopus candidus* das Gewebe des Wirtes zu intensiver Teilung reizt, so gehören die *Cystopus*-Gallen einem relativ jüngern Entwicklungsstadium an und dadurch wird es, ebenfalls nach Magnus (1894, p. 82), begreiflich, warum z. B. bei *Sisymbrium*

pannonicum die *Peronospora* nur in Vergesellschaftung mit *Cystopus* auftritt. — Auf alle Fälle mußte ich nun für jede einzelne Wirtsspecies das empfindliche Alter besonders ermitteln, und ich werde deshalb bei jeder Versuchsreihe die nötigen diesbezüglichen Angaben jeweils beifügen. *Brassica* ist z. B. nur auf den Kotyledonen infizierbar, *Lepidium sativum* dagegen ergibt sicherere Resultate auf ältern, krautigen Exemplaren, also eine Kompliziertheit des Infektionsmodus, die an die Erfahrung Gassners mit Uruguayischen Getreiderosten erinnert. (Gassner, 1915, 512 sqq.)

Auch dann aber, wenn keimfähige Conidien und Wirtspflanzen im richtigen Alter zur Stelle waren, so blieb doch noch eine dritte Klippe übrig, die wiederum gemieden werden mußte, nämlich: auch die Infektionsweise ist nicht bei allen Cruciferen gleich, und war ihrerseits durch Probieren herauszufinden. Diese sehr beträchtlichen Komplikationen lassen es andererseits begreiflich erscheinen, warum bis jetzt alle Versuche, auf breiter Basis vorzugehen, vollständig mißlangen. — Ich benützte drei Infektionsverfahren. Das erste geht auf das von De Bary (1863, p 51) beschriebene zurück. Die Conidien wurden von den Blättern des infizierten Wirtes weggepinselt und in einem kleinen, mit Wasser gefüllten Glasgefäß vom Pinsel abgespült. (Wegen zu starker Hefebildung empfiehlt es sich nicht, die Wirtspflanzen telles quelles sont in das Wasser zu werfen und dann die Conidien durch Schütteln wegzuschwemmen.) Zur Erreichung einer größern Konzentration wurde die trübe Flüssigkeit zentrifugiert, welche Operation auf die Keimfähigkeit der Sporen keinen Einfluß zu haben scheint. Mit Hilfe eines weichen Pinsels brachte ich nun die stark conidienhaltige Flüssigkeit in großen Tropfen auf die Oberseite der Blätter der Versuchspflanzen, bedeckte dann die Töpfe mit Glasglocken, welche unter Umständen zur Erhaltung der Feuchtigkeit mit nassem Filtrierpapier ausgekleidet waren, und ließ sie während ein oder zwei Tagen ruhig stehn. Nach Ablauf dieser Frist wurden die Glasglocken entfernt und die Töpfe in kleinen Gewächshäusern auf der Ostseite des Palmenhauses aufgestellt. Auch hier scheinen Temperatur und Feuchtigkeit nicht ohne Einfluß zu bleiben, indem bei Trockenheit und Hitze die Conidienträger nicht hervortreten, sondern die Infektion sich nur durch Kräuselung der Blätter bemerkbar macht. In solchen Fällen suchte ich durch Dislokation in ein Treibhaus und durch mikroskopische Untersuchung Klarheit zu erhalten.

Das 2. Infektionsverfahren bewährte sich besonders für die Arten, bei denen der Pilz die Kotyledonen befällt. Hier wurden die Conidien, wie oben, abgepinselt und zentrifugiert, dann in einem Treibhaus auf die Kotyledonen aufgetragen und die Pflanzen ruhig stehen gelassen. Nach Ablauf von 4 Tagen zeigten sich gewöhnlich schon üppige Conidienrasen, wie überhaupt diese Kotyledoneninfektionen stets am sichersten gelangen.

Das dritte Verfahren endlich fand, des starken Materialverbrauchs wegen, nur dort Anwendung, wo alle andern Bestrebungen resultatlos geblieben waren, oder wo es sich um eine gleichzeitige

Infektion mit *Peronospora* und mit *Cystopus* handelte. Die Conidien wurden wiederum abgepinselt und zentrifugiert; dann aber die jungen Pflänzchen in einem Uhrglas in diesen Conidienschlamm eingetaucht, das Ganze auf ein Zinkgestell gelegt und dieses in einen feuchten Raum unter eine Glasglocke gebracht. Nach 2 Tagen nahm ich dann die Pflänzchen heraus, setzte sie in Töpfe ein und behandelte sie nach Methode 1.

Um bei der Wiedergabe der Versuchsprotokolle nicht alle diese Manipulationen jedesmal wiederholen zu müssen, werde ich das erste Verfahren nur mit dem Stichwort „unter Glasglocken" bezeichnen, das zweite Verfahren mit „im Treibhaus" und das dritte mit „in Conidienschlamm eingetaucht". Versuche mit *Brassica* ergaben z. B. unter Glasglocken keinen Erfolg, indem die Keimlinge zu Grunde gingen und ältere Pflanzen überhaupt nicht mehr infizierbar sind. Dagegen gelangen die Versuche prächtig im Treibhaus; *Lepidium sativum* hingegen muß unter Glasglocken gestellt werden, da sie im Treibhaus wohl kränkelt, aber keine sichern Resultate zeitigt. So ist es selbstverständlich, daß auch dann, wenn das Infektionsmaterial z. B. von *Capsella Bursa pastoris* stammte, *Brassica* nun auf Kotyledonen in einem Treibhaus, *Lepidium sativum* dagegen in ältern Pflanzen unter einer Glasglocke behandelt wurde, indem ja nur so die Experimente überhaupt einen Sinn haben. Ich konnte nun aber die Infektionsart und das empfindliche Entwicklungsstadium nur dadurch feststellen, daß ich Exemplare einer Wirtsspecies mit der auf diesem Wirt vorkommenden *Peronospora* selbst wieder zu infizieren suchte und erst dann andere Infektionsreihen einleitete, wenn diese Versuche gelungen und also die Infektionsbedingungen einigermaßen erkannt waren. Dieses Verfahren ließ sich aber nur bei schweizerischen Cruciferenwirten anwenden, indem ich ja einzig auf diesen die *Peronospora* in frischem Zustande sammeln konnte. Bei ausländischen Arten, bei denen mir also kein frisches Conidienmaterial zur Verfügung stand, z. B. bei den amerikanischen und asiatischen Formen, vermochte ich demnach weder die Infektionsart noch das empfindliche Entwicklungsstadium experimentell festzustellen. Die negativen Ergebnisse sind also in diesem Falle nicht einwandfrei. Ich suchte zwar durch Analogieschlüsse und durch Berücksichtigung gewisser Erfahrungen der Wirklichkeit möglichst nahe zu kommen und habe selbstverständlich möglichst zahlreiche Variationen im Alter der Pflanze und in der Infektionsart eintreten lassen. Nichtsdestoweniger möchte ich dem Gefühle Ausdruck geben, daß es auch mir, selbst bei *Peronospora*-Formen auf schweizerischen Cruciferen, in einigen Fällen noch nicht restlos gelungen ist, das Infektionsoptimum herauszufinden; denn die Infektionen sind bei einigen Spezies in der Natur anscheinend leichter zu Stande gekommen und weit üppiger als in meinen Versuchsreihen. Nachdem z. B. im Winter 1914/15 die Gebäude der Schweiz. Landesausstellung in Bern abgebrochen worden waren, siedelten sich im folgenden Frühling auf dem Ödland *Capsella Bursa pastoris*, *Raphanus Raphanistrum*, *Sinapis arvensis* und *Sisymbrium officinale*

in großen Kolonien an und zeigten alle so reichliche Infektionen, daß man nur mit Mühe ein gesundes Exemplar auftreiben konnte. Es muß hier demnach eine Verbreitung des Pilzes eingetreten sein mit einer Raschheit, die gegenüber der Schwierigkeit und Kompliziertheit unserer Infektionen stutzig macht. Ich gehe also in der Selbstkritik so weit, daß ich auch für die schweizerischen Arten, bei denen sich der Erfolg nicht sicher voraussagen ließ, z. B. bei *Thlaspi perfoliatum*, *Thl. alpestre,* die negativen Resultate noch nicht als absolut beweiskräftig ins Feld führen möchte; denn es ist klar, daß es einer weit größeren Zahl von Versuchsreihen bedurft hätte, als ich ausführen konnte, um in diesen Fällen jeden Zweifel zu beseitigen. (cf. Eduard Fischer, 1904, s. LV). Bei andern Arten aber, z. B. *Arabis hirsuta, A. Turrita, Cheiranthus Cheiri,* bei denen die Infektionen stets mit apodiktischer Gewißheit gelangen, müssen wir den Resultaten volles Vertrauen entgegenbringen; sie werden ja überdies bekräftigt durch die Ergebnisse der 2. Untersuchungsmethode, von der ich eingehend sprach, nämlich durch die morphologischen Vergleichungen.

Bei diesen nahm ich in erster Linie Rücksicht auf die Conidien. Das Material wurde in Milchsäure aufgekocht und mit einem Leitz'schen Stufenmikrometer in Länge und Breite gemessen. Um möglichst eindeutige Resultate zu erlangen, führte ich für beide Dimensionen je 1000 Messungen aus, trug die erhaltenen Werte auf Millimeterpapier ab und bekam so Variationskurven. Dabei schlichen sich allerlei Fehler ein, die auf Mängel der Methode und Mängel des Materials zurückgehen. Bei den Methodenfehlern fällt ungenaues Ablesen besonders in Betracht, indem sich die Größenstufe, die ich z. B. schlechthin als 14 bezeichne, schätzungsweise von 13,5 bis 14,5 erstreckt. Da sich aber diese Fehler regelmäßig wiederholen, so werden sie weder auf die absolute Genauigkeit der Mittelwerte noch auf ihre relative Richtigkeit in der Vergleichung mit andern derartigen Werten einen zu großen Einfluß ausüben. — Dagegen ist die Erscheinung wichtiger, daß bei reichlicher Anwesenheit von Milchsäure die Längsaxe des Conidienellipsoides oft mehr oder weniger dem Sehstrahl parallel zu liegen kommt, sich also im extremen Falle dem Auge ganz verkürzt als Kreis darbietet. Wenn die Ansatzstelle des Conidienträgers noch erkennbar ist wie bei *Sisymbrium canescens*, oder bei länglich ovalen Formen wie *Lepidium virginicum,* lassen sich derartige Fehler leicht vermeiden. Bei zahlreichen kleinen Formen aber, die ohnehin nur wenig von der Kugelgestalt abweichen, z. B. *Draba, Erophila,* spielen diese Irrtümer schon eine größere Rolle. Die Mittelwerte der Längen können deshalb füglich als zu klein gelten; dennoch sind sie praktisch brauchbar, indem man annehmen darf, daß sich dieselbe Fehlerquelle bei den für die spezielle Vergleichung in Betracht fallenden Formen in gleicher Weise geltend macht.

Noch wichtiger aber als diese Methodenfehler sind unter Umständen die Fehler des Materials, indem manchmal, z. B. auf *Alliaria officinalis, Hyphomyceten* in den *Peronospora*-Rasen parasitieren und durch ihre Conidien, die meist größer sind als diejenigen

der *Peronospora* selbst, die maximalen Werte der betreffenden Kurven nach oben verschieben. Eine ähnliche Abweichung kann ferner verursacht werden durch anormal große, oft birnenförmige Sporen, die in gewissen Rasen, z. B. auf *Capsella Bursa pastoris*, recht zahlreich auftreten und die wahrscheinlich auf anormal große Luftfeuchtigkeit, verbunden mit hoher Temperatur, zurückzuführen sind. Fernerhin ist die zu große Jugendlichkeit des Materials zu berücksichtigen, indem die Conidien manchmal noch nicht ausgerteift sind. Ich ließ daher mit einer gewissen Willkür alle die Sporen, die mir noch nicht reif schienen, außer Acht. Doch bin ich absichtlich sehr weitherzig gewesen, um dem Vorwurf der einseitigen Arbeitsweise zu entgehen; dies wird bewiesen durch die Tatsache, daß fast alle Kurven asymmetrisch sind, indem der linke Schenkel eine geringere Steilheit aufweist als der rechte. Ich habe also zu zahlreiche junge Conidien mit hereingenommen. Eine Ausnahme von dieser Regel bilden die mit sehr kleinen Dimensionen, z. B. die auf *Erophila*. Hier habe ich dann umgekehrt die Zahl der jungen Conidien eher zu klein gewählt, um nicht den Eindruck zu erwecken, als wollte man die untere Grenze künstlich nach unten, dagegen die obere Grenze nach oben verrücken.

Jene Schiefheit hat andererseits zur Folge, daß in extremis dem Mittelwert nur noch formale Bedeutung zukommt und daß dann die Lage des Kurvengipfels als charakteristisch angenommen werden muß. (cf. die Längenkurve der Conidien auf *Thlaspi arvense* fig. 41, Kurve 3, ferner fig. 18, Kurve 4, fig. 30, Kurve 3, fig. 5, Kurve 5 usw.) Um hier nach jeder Richtung hin sicher zu gehen, entschloß ich mich, sämtliche Kurvenoriginale im Maßstab 1 : 5 zu reproduzieren. An den Rändern nahm ich 1 bis 10 Messungen als einen vollen Millimeter an, was zur Folge hat, daß die Kurven etwas zu flach auslaufen. Da ferner die Conidien wahllos gemessen werden mußten, so ist es klar, daß die Kurven nicht immer die maximalen Werte der Dimensionen enthalten. Die Wahrscheinlichkeit ist zwar groß, bei der Durchmusterung von 1000 Conidien auch die extremen Formen zu finden. Würde man aber die Herbarien nur auf die maximalen Werte hin durchsuchen, so könnte sicherlich in manchen Fällen die Variationsbreite noch erweitert werden. Die Längenkurve der Conidien von *Capsella Bursa pastoris* (fig. 10, Kurve 3) geht z. B. nur bis 27 μ, und doch ließen sich im Material von *Sydow, Phycom. et Protom.* 67 Conidien mit einer Länge von 35 μ auffinden. Überdies wird auffallen, daß die Maßzahlen gewöhnlich in Dezimalen von μ ausgedrückt sind. Dies rührt daher, daß die Zahl der Teilstriche im Stufenmikrometer beim Übergang ins Metersystem mit dem Faktor 1,6 multipliziert werden mußte.

Neben den Conidienmessungen legte ich besonderes Gewicht auf die Betrachtung der Conidienträger und suchte sie so weit als möglich zu zeichnen. Zu diesem Zwecke diente mir ein Seibert'scher Zeichenapparat, wobei die feinern Formen nachträglich von freier Hand hinzugefügt wurden. Es ist begreiflich, daß ich nirgends speziell üppige Exemplare hervorsuchte, sondern

die Formen auswählte, die mir typisch schienen, oder dann willkürlich herausgegriffene Individuen jeweils als solche bezeichne. In der Größe war ich überdies an den mir zur Verfügung stehenden Clichéraum gebunden. Eine gewisse Subjektivität ließ sich also auch hier nicht vermeiden, obschon ich mich bemühte, der Gefahr des Stilisierens zu entgehen. Ferner darf man nicht vergessen, daß die Träger nie alle restlos einem idealen „Typus" angehören, sondern daß auch sie, so gut wie die Conidien, zwischen 2 Extremen schwanken, wobei das Extrem der einen Form unter Umständen in das einer andern hinübergleitet. Überdies kommt es manchmal vor, daß in der Treibhausluft der Pflanzenpresse neue Conidienträger hervorsprießen, die infolge der abnormen Bedingungen auch ungewöhnliche Gestalten aufweisen. Bei einiger Übung lassen sich aber derartige monströse Formen leicht als solche erkennen. So sehr ich also einerseits bestrebt war, die greifbaren Unterschiede klar herauszuarbeiten, so habe ich mich andererseits doch vor einer morphologischen Überempfindlichkeit zu hüten gesucht und nur die Formen als besondere Typen unterschieden, die auch dem Nichtspezialisten bei genauerer Betrachtung auffallen müssen.

Als 3. Untersuchungsobjekt verblieben mir die Oosporen, die ich sowohl morphologisch als biologisch durchzuprüfen suchte, leider ohne besondere Resultate zu erzielen. Zu biologischen Experimenten verwendete ich das Verfahren der Kistchenversuche, das ja im Berner Botanischen Institut seit Jahren gehandhabt wird. Man füllt hölzerne Kistchen bis 5 cm unter den Rand mit Erde, bedeckt diese mit alten, oosporenhaltigen Blättern und Stengeln, schützt das Ganze gegen Eichhörnchen und Vögel mit verzinktem Drahtgeflecht und läßt das Kistchen den Winter über im Freien stehen. Die Blätter vermodern vollständig und bilden einen Kompost, in welchem ich dann Anfangs März die Samen verschiedener Cruciferen säte und hoffte, daß die Keimlinge durch die ebenfalls keimenden Oosperen infiziert würden. Ich habe solche Versuche eingeleitet mit Oosporen von *Capsella Bursa pastoris, Brassica oleracea, Lepidium sativum* und *Sinapis arvensis,* jedoch ohne Erfolg. Der Grund scheint in der ungünstigen Witterung gelegen zu haben. — Bei der morphologischen Durcharbeitung beschränkte ich mich auf die Feststellung des Durchmessers, konnte aber wegen Mangel an Material keine Kurven konstruieren. Für die Oogone werde ich einen mittleren Durchmesser angeben; er wechselt aber, wie ich schon in der vorläufigen Mitteilung betonte, von Fall zu Fall. (1916, p. 576.)

Sowohl bei den biologischen als den morphologischen Untersuchungen war ich aber in einer Beziehung wenigstens von der Zuverlässigkeit anderer abhängig, nämlich in der Richtigkeit der Bestimmung meines Arbeitsmaterials. Die Samen stammen zum größern Teil aus botanischen Gärten, zum kleinern aus den Samenhandlungen Haage & Schmidt in Erfurt und Vatter an der Marktgasse zu Bern. In einigen Fällen gelangten die Keimlinge zur Blüte und konnten so verifiziert werden. In andern Fällen erhielt ich dadurch Anhaltspunkte, daß ich aus verschiedenen

Gärten dieselben Sämereien bezog und so die jungen Pflanzen vergleichen konnte. Nichtsdestoweniger möchte ich die volle Verantwortung für absolut richtige Bestimmung nicht übernehmen und füge daher bei jeder Pflanze den Bezugsort in Klammern bei. Wenn also nur eine Ortsbezeichnung angegeben ist, so handelt es sich um den betreffenden botanischen Garten. — Womöglich noch mißlicher war meine Lage beim Herbarmaterial, da die *Peronospora* besonders auf jungen Individuen gedeiht und so Früchte der Wirtspflanze zur sichern Bestimmung nicht zur Hand sind. Auch hier gelang es mir, durch Ausschaltung unsicherer Exsiccate und durch Vergleichung der Conidienmasse einige grobe Irrtümer zu vermeiden, so daß ich glaube, meistens richtig gegangen zu sein, obschon mir oft nur Fragmente von infizierten Blättern zur Verfügung standen.

Was endlich die Stoffanordnung anbetrifft, so hätte es am nächsten gelegen, die Genera in der Reihenfolge eines der neuern Cruciferensysteme, z. B. desjenigen von Prantl (1891) oder dem von Hayek (1911) zu behandeln. Dieses Verfahren hätte überdies den großen Vorteil besessen, daß ohne weiteres die eventuellen Beziehungen zwischen der systematischen Stellung der Wirtspflanzen und der morphologischen Verwandtschaft der auf ihnen parasitierenden *Peronospora*-Formen zutage getreten wären. Andererseits aber hätte dieser Anordnung der immense Nachteil angehaftet, daß das Aufsuchen von bestimmten Wirtsarten äußerst schwierig und zeitraubend gewesen wäre. Dieses letztere Moment, also bloße Rücksichtnahme auf die Übersichtlichkeit der Ausführungen, bewog mich, von einer wissenschaftlichen Classifikation der Genera und Arten abzusehen und diese durchwegs alphabetisch anzuordnen.

I. Die Formen auf Alliaria.

Untersuchtes Herbarmaterial:

1. *Alliaria officinalis* Andrz. Cortaillod, 9. Juni 1915. leg. E. Gäumann (Herb. d. Bot. Inst. Bern.)
2. *Alliaria Wasabi* (Maxim.) Prantl. (= *Eutrema Wasabi* Maxim.) Mount Amagi . . . (unleserlich), 7. Sept. 1895. leg. S. Hori (Herb. P. Sydow).

Bei *Alliaria officinalis* bedeckt der Pilz die Unterseite der Kotyledonen fast vollständig, findet sich später in ziemlich dichten, scharf umgrenzten Rasen auf der Unterseite der Blätter, in lockerem Verbande an Stengeln und Schoten. Die Conidienträger treten zu 3 bis 5 aus den Spaltöffnungen hervor und erreichen eine durchschnittliche Höhe von 400 μ. Die Form der Endgabeln ist aus fig. 1 ersichtlich; doch ist die Verzweigung der Bäumchen gewöhnlich etwas reichlicher, ebenso sind die Gabeln oft etwas länger. — Die Conidien sind lang ellipsoidisch, 14—32, meist 21—29 μ lang, 11—22, meist 14—21 μ breit. Mittelwert der Längenkurve (fig. 2, Kurve 1) 24,95 μ, Mittelwert der Breitenkurve (fig. 3, Kurve 1) 17,52 μ. — Der Durchmesser der Oogone beträgt 49—56 μ, derjenige der Oosporen 32—47, meist 37—40 μ. — Berlese (1898, p. 275) will auf den ihm zur Verfügung stehenden Blättern keine Oosporen gefunden haben. Dies ist richtig, indem

sie dort nur selten vorkommen, dagegen in schwarzen Schwielen an den Stengeln massenhaft auftreten.

Auf *Alliaria Wasabi* sind die Rasen an der Unterseite der Blätter so dicht, daß sie kleine Häufchen bilden. Die Conidienträger treten einzeln (?, das spärliche Material erlaubte keine Untersuchung der Blattstücke) aus den Spaltöffnungen hervor und erreichen eine durchschnittliche Höhe von 550—650 μ. Ihre Form entspricht dem Typus der *Peronospora* auf *Lunaria rediviva* (fig. 24). — Die Conidien sind schwach ellipsoidisch, 14—27, meist

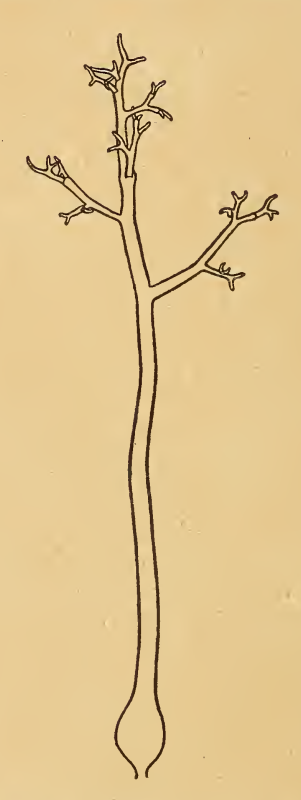


Fig. 1. Conidienträger der *Peronospora* auf *Alliaria officinalis* (Vergr. 130).

21—24 μ lang, 13—22, meist 18—21 μ breit. Mittelwert der Längenkurve (fig. 2, Kurve 2) 20, 42 μ, Mittelwert der Breitenkurve (fig. 3, Kurve 2) 18, 69 μ. — Das Material ließ eine Nachprüfung auf Oosporen nicht zu.

Zu Infektionsversuchen konnte ich nur den Pilz von *Alliaria officinalis* verwenden.

Versuchsreihe I.

Eingeleitet am 28. Mai 1916 mit Material von *Alliaria officinalis* aus einem Uferwald am Neuenburgersee zwischen Cortaillod und der Mündung der Areuse.

Versuchspflanzen:

1. *Alliaria officinalis* (selbstgesammelt)[1]), Kotyledonen.
2. *Brassica nigra* (Zürich), Kotyledonen.
3. *Sinapis arvensis* (Haage & Schmidt, Erfurt), Kotyledonen.
4. *Brassica Napus* (Tabor), Kotyledonen.
5. *Brassica Rapa* var. *campestris* (Hohenheim), Kotyledonen.

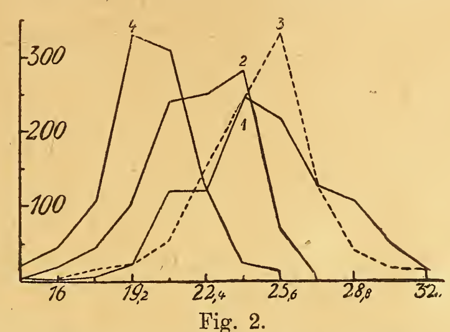


Fig. 2.

Kurve 1: Längenkurve der Conidien auf *Alliaria officinalis.*
Kurve 2: Längenkurve der Conidien auf *Alliaria Wasabi.*
Kurve 3: Längenkurve der Conidien auf *Alyssum calycinum.*
Kurve 4: Längenkurve der Conidien auf *Alyssum incanum.*

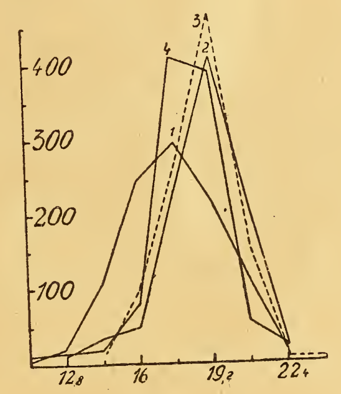


Fig. 3.

Kurve 1: Breitenkurve der Conidien auf *Alliaria officinalis.*
Kurve 2: Breitenkurve der Conidien auf *Alliaria Wasabi.*
Kurve 3: Breitenkurve der Conidien auf *Alyssum calycinum.*
Kurve 4: Breitenkurve der Conidien auf *Alyssum incanum.*

Alle Pflanzen wurden im Treibhaus infiziert. — Am 5. Juni zeigten sich auf der Unterseite von *Alliaria* sehr schwache Rasen. Die übrigen Versuchspflanzen blieben gesund.

---

[1]) Da wegen der geringen Keimfähigkeit der Samen die Portionen aus den botanischen Gärten nicht ausreichten, sammelte ich im Herbst 1915 selbst Samen dieser Spezies am Straßendamm zwischen St. Blaise und Cornaux (Kt. Neuenburg). Die Pflanzen dieses Fundortes waren alle gesund.

Versuchsreihe II.

Eingeleitet am 28. Mai 1916 mit Material von *Alliaria officinalis* aus einer Hecke östlich Cortaillod.

Versuchspflanzen:

1. *Alliaria officinalis* (selbst gesammelt), Kotyledonen.
2. *Alyssum maritimum* (Marburg), Kotyledonen und Laubblätter.
3. *Diplotaxis tenuifolia* (Bremen), Kotyledonen und Laubblätter.
4. *Raphanus sativus* (Vatter, Bern), Kotyledonen.
5. *Senebiera coronopus* (Marburg), Kotyledonen und Laubblätter.
6. *Iberis amara* (Haage & Schmidt, Erfurt), Kotyledonen.
7. *Sisymbrium officinale* (Haage & Schmidt, Erfurt), Kotyledonen.

Die Versuchspflanzen Nr. 1, 4 und 6 wurden im Treibhaus infiziert, die übrigen unter Glasglocken. — Am 5. Juni zeigten sich auf *Alliaria* einzelne Träger, die übrigen Pflanzen blieben gesund.

Versuchsreihe III.

Eingeleitet am 3. 6. 1916 mit Material von *Alliaria officinalis* vom Seeufer bei Cortaillod.

Versuchspflanzen:

1. *Alliaria officinalis* (selbst gesammelt), Kotyledonen.
2. *Cheiranthus Cheiri* (Vatter, Bern), Kotyledonen.
3. *Neslea paniculata* (Marburg), junge Pflanzen.
4. *Arabis Halleri* (Marburg), Kotyledonen und Laubblätter.
5. *Cardamine Impatiens* (Zürich), Kotyledonen.
6. *Alyssum calcynum* (Marburg), Kotyledonen und Laubblätter.
7. *Sisymbrium Sophia* (Berlin), junge Pflanzen.
8. *Arabis hirsuta* (Lund), Kotyledonen und Laubblätter.
9. *Erysimum repandum* (Tabor), junge Pflanzen.

Topf Nr. 1 wurde im Treibhaus infiziert, alle übrigen unter Glasglocken. — Am 9. Juni bildete sich ein schwacher Rasen auf *Alliaria*. Die übrigen Pflanzen blieben dauernd gesund, mit Ausnahme von *Cheiranthus Cheiri*, die während der Inkubationszeit zu Grunde gegangen war.

Versuchsreihe IV.

Eingeleitet am 3. 6. 1916 mit Material von *Alliaria officinalis* aus einem Waldrand bei der Waldecke im Osten der Stadt Bern. Meinem Studiengenossen, Herrn cand. phil. A. Wartenweiler, der mir diesen Standort gütigst mitteilte, möchte ich auch hier meinen Dank sagen.

1. *Alliaria officinalis* (selbst gesammelt), Kotyledonen.
2. *Cardamine Impatiens* (Hohenheim), Kotyledonen.
3. *Cardamine pratensis* (aus dem Freien)[1], alte Exemplare.
4. *Camelina foetida* (Tabor), junge Pflanzen.
5. *Roripa palustris* (München), Kotyledonen.
6. *Arabis Halleri* (Marburg), Kotyledonen und Laubblätter.

---

[1]) Die Pflanzen stammen aus dem botanischen Garten in Bern. Sie waren 5 Wochen vorher ausgegraben, in Töpfe gesetzt und unter Glasglocken gehalten worden und hatten sich die ganze Zeit über als völlig gesund erwiesen. Die Infektion erfolgte auf den jüngern Trieben.

7. *Cardamine hirsuta* (Zürich), Kotyledonen.
8. *Lepidium virginicum* (Berlin), junge Pflanzen.
9. *Arabis Turrita* (Zürich), Kotyledonen und Laubblätter.
10. *Lepidium sativum* (Haage & Schmidt, Erfurt), krautige Pflanzen.
11. *Capsella Bursa pastoris* (Christiania), junge Pflanzen.

Die Töpfe Nr. 1 und 12 wurden im Treibhaus, die andern unter Glasglocken infiziert. — Am 9. 6. zeigte sich eine schwache Infektion auf *Alliaria*, alle übrigen Versuchspflanzen blieben gesund.

Versuchsreihe V.

Eingeleitet am 20. 6. 1916 mit Material von *Alliaria officinalis* aus dem Garten der Schönegg in Biel (Kt. Bern).

Versuchspflanzen:

1. *Alliaria officinalis* (selbst gesammelt), Kotyledonen.
2. *Chorispora tenella* (Würzburg), blühende Exemplare.
3. *Arabis Holboellii* (Zürich), Kotyledonen und Laubblätter.
4. *Biscutella laevigata* (Hohenheim), junge Pflanzen.
5. *Barbaraea vulgaris* (Würzburg), junge Pflanzen.
6. *Arabis alpina* (Haage & Schmidt, Erfurt), Kotyledonen und Laubblätter.
7. *Draba nemorosa* var. *leiocarpa* (Lund), junge Pflanzen.

Sämtliche Pflanzen, mit Ausnahme von Nr. 1, wurden unter Glasglocken infiziert. — Am 29. 6. zeigte sich ein sehr leichter Rasen auf *Alliaria*.

Zusammenfassung: 1. Die Formen auf *Alliaria officinalis* und *A. Wasabi* sind morphologisch deutlich voneinander getrennt. Die Gipfel der Längenkurven der Conidien beider Arten liegen zwar bei 24 μ. Bei den Breitenkurven erweisen sich aber laut Kulminationspunkt die Conidien der *Peronospora* auf *Alliaria Wasabi* als 1,6 μ breiter, sich mehr dem Kreise nähernd. Ferner sind die Träger der beiden Arten vollständig verschieden.

2. Der Pilz ist von *Alliaria officinalis* nur wieder übertragbar auf *Alliaria officinalis,* nicht aber auf *Alyssum calycinum, A. maritimum, Arabis alpina, A. Halleri, A. hirsuta, A. Holboellii, A. Turrita, Barbaraea vulgaris, Biscutella laevigata, Brassica Napus, Br. nigra, Br. oleracea, Br. Rapa* var. *campestris, Camelina foetida, Capsella Bursa pastoris, Cardamine hirsuta, C. Impatiens, C. pratensis, Chorispora tenella, Diplotaxis tenuifolia, Draba nemorosa var. leiocarpa, Erysimum repandum, Iberis amara, Lepidium sativum, L. virginicum, Neslea paniculata, Roripa palustris, Senebiera coronopus, Sinapis arvensis, Sisymbrium officinale* und *S. Sophia*. In gleicher Weise zeigen die andern Versuche, daß *Alliaria officinalis* nicht empfänglich ist für die *Peronospora* auf *Brassica oleracea, Capsella Bursa pastoris, Cheiranthus Cheiri, Erucastrum Pollichii, Lepidium sativum, Raphanus Raphanistrum, Sinapis arvensis* und *Sisymbrium officinale.*

2. Die Formen auf Alyssum.

Untersuchtes Herbarmaterial:

1. *Alyssum calycinum* L., Berges du Rhône, Bois de Bay près Vernier (Genève) 7. Juni 1906. leg. Eug. Mayor (Herb. Mayor).
2. *Alyssum campestre* L. Melitopol (Tauria) 1884. leg. Korsinski, det. Jaczewsky (Herb. Jaczewsky).
3. *Alyssum incanum* L., Dolny Berkovice u. Milmka (offenbar irgendwo in Böhmen) 20. Juni 1902. leg. Bubák (Herb. Bubák).

Auf *Alyssum calycinum* sind die Rasen sehr locker und, infolge der starken Behaarung der Wirtspflanze, schwer sichtbar. Sie treten besonders an Stengeln und Blättern auf. Die Conidienträger verlassen die Spaltöffnungen meist einzeln oder zu zweit und erreichen die durchschnittliche Höhe von 250 μ. Auffällig sind die dicken, massigen Endgabeln (cf. fig. 4). — Die Conidien sind ellipsoidisch und erreichen eine Länge von 16—32, meist 22—27 μ und eine Breite von 14—24, meist 16—21 μ. Der Mittelwert der Längenkurve (fig. 2, Kurve 3) beträgt 24,61 μ, derjenige der Breitenkurve (fig. 3, Kurve 3) 18,69 μ. — Wegen der Spärlichkeit und Seltenheit des Materials habe ich dasselbe nicht auf Oosporen untersuchen können.

Das Material auf *Alyssum campestre* enthielt neben mehreren *Cystopus*-Pusteln nur einige wenige Conidienträger auf den Schoten. Ich kann daher über ihre Zugehörigkeit keine bestimmten Angaben machen.

Auf *Alyssum incanum* bildet der Pilz dichte Rasen, die die Unterseite der Blätter oft vollständig bedecken. Die Conidienträger verlassen die Spaltöffnungen zu 3 bis 9, sind sehr schlank, durchschnittlich 300—1000, meist 500—600 μ hoch und gehören zum Typus der *Peronospora* auf *Sisymbrium canescens* (fig. 37). Oft zeigen sich auch Anklänge an *Roripa islandica* (fig. 31), nur dann mit viel längern, schmalen Gabeln. — Die Conidien sind ellipsoidisch oder kugelig, 14—26, meist 17—22 μ lang, 10—23, meist 16—21 μ breit. Mittlerer Wert der Längenkurve (fig. 2, Kurve 4) 19,94 μ. Mittlerer Wert der Breitenkurve (fig. 3, Kurve 4) 18,2[illegible] μ; Oosporen habe ich nicht finden können.

Ebenso war es mir unmöglich, Infektionen mit Conidien der Form auf *Alyssum* auszuführen. Doch legen die anderen Versuchsreihen dar, daß *Alyssum calycinum* nicht empfänglich ist für die *Peronospora* auf *Alliaria officinalis, Arabis hirsuta, Brassica oleracea, Capsella Bursa pastoris, Cheiranthus Cheiri, Erucastrum Pollichii, Raphanus Raphanistrum, Sisymbrium officinale* und *Thlaspi alpestre*. — In gleicher Weise war eine Infektion von *Alyssum maritimum* nicht möglich mit Material von *Alliaria officinalis, Arabis hirsuta, Brassica oleracea, Capsella Bursa pastoris, Erucastrum Pollichii, Sinapis arvensis* und *Thlaspi alpestre*.

Zusammenfassung: 1. Die Formen auf *Alyssum calycinum* und *A. incanum* sind sowohl in der Größe und der Form der Conidien als in der Form der Träger von einander deutlich verschieden.

2. *Alyssum calycinum* und *A. maritimum* erwiesen sich als immun gegen die *Peronospora* von zahlreichen andern Cruciferen.



Fig. 4. Conidienträger der *Peronospora* auf *Alyssum calycinum* (Vergr. 130).

3. Die Formen auf Arabis.

Untersuchtes Herbarmaterial:

1. *Arabis albida* Stev., jardin de la cure, Montagny sur Yverdon (Vaud) 17 juillet 1916. leg. Denis Cruchet (Herb. d. Bot. Inst. Bern).
2. *Arabis alpina* L., Nordhang des Niesengipfels (Berner Oberland) 4. Juli 1915. leg. E. Gäumann (Herb. d. Bot. Inst. Bern).
3. *Arabis arenosa* Scop., Wilmersdorf, August 1887. leg. P. Hennings. Swinemünde, 12. Juni 1867 (ex Herb. Braun) (beide aus dem Herb. d. Bot. Museums Berlin). Châtelet, Gorges du Doubs, 28. Sept. 1913. leg. P. Cruchet (Herb. P. Cruchet).
4. *Arabis glabra* Bernh., London, Ont. (Canada) Juni und Juli 1911. leg. J. Dearness (Fungi Columbiani by E. Bartholomew. Nr. 3444).
5. *Arabis hirsuta* (L.) Scop., Brüggmoos bei Biel (Kt. Bern) 28. Mai 1915. leg. E. Gäumann (Herb. d. Bot. Inst. Bern).
6. *Arabis oxyphylla* Greene, Durange (2000 m) 29. Juni 1907 (Cryptogamae formationum coloradensium by F. E. u. E. F. Clements. Nr. 404).
7. *Arabis Turrita* L., Bois, pente sud de la Montagne de Boudry (Ct. de Neuchâtel) 1 août 1909. leg. E. Mayor (Herb. Mayor).

Auf *Arabis albida* sind die Conidienträger so zerstreut, daß von einem Rasen fast nicht gesprochen werden kann. Ihre Form, sowie die Maßzahlen der Conidien — das Material erlaubte nicht,

1000 Messungen auszuführen — lassen es gerechtfertigt erscheinen, wenn wir den Pilz zu demjenigen auf *Arabis alpina* stellen. Oosporen habe ich nicht gesehen.

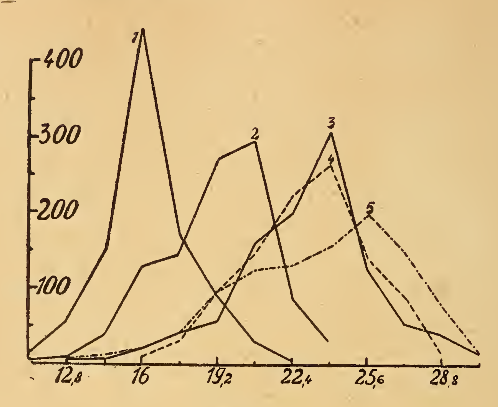


Fig. 5.

Kurve 1: Längenkurve der Conidien auf *Arabis hirsuta.*
Kurve 2: Längenkurve der Conidien auf *Arabis Turrita.*
Kurve 3: Längenkurve der Conidien auf *Arabis alpina.*
Kurve 4: Längenkurve der Conidien auf *Arabis oxyphylla.*
Kurve 5: Längenkurve der Conidien auf *Arabis glabra.*

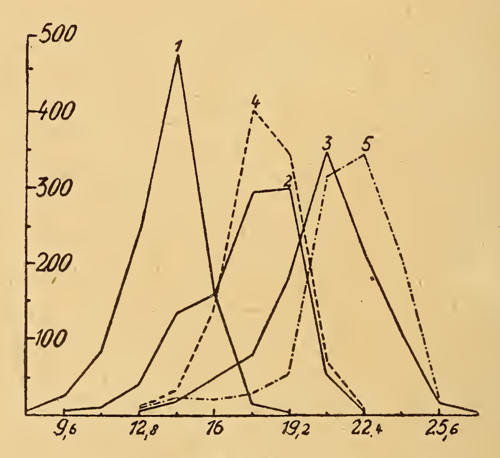


Fig. 6.

Kurve 1: Breitenkurve der Conidien auf *Arabis hirsuta.*
Kurve 2: Breitenkurve der Conidien auf *Arabis Turrita.*
Kurve 3: Breitenkurve der Conidien auf *Arabis alpina.*
Kurve 4: Breitenkurve der Conidien auf *Arabis oxyphylla.*
Kurve 5: Breitenkurve der Conidien auf *Arabis glabra.*

Auf *Arabis alpina* findet sich der lockere Rasen in weiten Flächen auf der Unterseite der Blätter. Die Conidienträger treten

einzeln aus den Spaltöffnungen hervor und erreichen die durchschnittliche Höhe von 400 μ. Verzweigungsart und Form der Gabeln ist ersichtlich aus fig. 7. — Die Conidien sind schwach ellipsoidisch, 12—31, meist 21—26 μ lang, 12—28, meist 20—24 μ breit. Mittelwert der Längenkurve (fig. 5, Kurve 3) 23,11 μ, Mittelwert der Breitenkurve (fig. 6, Kurve 3) 20,92 μ. — Oosporen habe ich nicht finden können.

Auf *Arabis arenosa* verfügte ich nur über spärliches und z. T. sehr altes Material. Die Dimensionen der Conidien stimmen



Fig. 7. Conidienträger der *Peronospora* auf *Arabis alpina*.

mit denjenigen auf *Arabis hirsuta* überein, so daß ich diese Form dort anschließe.

Auf *Arabis glabra* ist der Rasen sehr locker und findet sich hauptsächlich an den Stengeln und in der Blütenregion. Die Conidienträger verlassen die Spaltöffnungen einzeln oder zu zweit und erreichen die durchschnittliche Höhe von 300—400 μ. Ihre Form stimmt überein mit der *Peronospora* auf *Sisymbrium orientale* (fig. 35). — Die Conidien sind breit ellipsoidisch, 12—31, meist 21—27 μ lang, 12—26, meist 21—24 μ breit. Mittelwert der Längenkurve (fig. 5, Kurve 5) 23,77 μ, Mittelwert der Breiten-

kurve (fig. 6, Kurve 5) 21,61 μ. — Wegen seiner Spärlichkeit konnte ich das Material nicht auf Oosporen untersuchen.

Auf *Arabis hirsuta* ist der Rasen dicht und tritt besonders an den Stengeln und Blättern auf. Die Conidienträger verlassen die Spaltöffnungen in der Zahl von 1 bis 6, erreichen die durchschnittliche Höhe von 400 μ und entsprechen in Form und Verzweigung einem Mittelschlag, wie er etwa durch die *Peronospora* mit *Sisymbrium orientale* (fig. 35) vertreten wird. — Die Conidien sind ellipsoidisch, 11—23, meist 15—18 μ lang und 8—20, meist 13—16 μ breit. Der Mittelwert der Längenkurve (fig. 5, Kurve 1) beträgt 16,12 μ, derjenige der Breitenkurve (fig. 6, Kurve 1) 13,92 μ. — Oosporen habe ich nicht gesehen.

Auf *Arabis oxyphylla* ist der Rasen dicht und bedeckt die Unterseite der Blätter oft vollständig Die Conidienträger treten bis zu 8 aus den Spaltöffnungen hervor und entsprechen dem Typus der *Peronospora* auf *Thlaspi alpestre* (fig. 40); nur sind die Bäumchen reichlicher (6—7fach) verzweigt, und die Gabeln sind kürzer. Die Conidien sind ellipsoidisch, 16—29, meist 21—25 μ lang, 12—23, meist 16—19 μ breit. Der Mittelwert der Längenkurve (fig. 5, Kurve 4) beträgt 23,03 μ, derjenige der Breitenkurve (fig. 6, Kurve 4) 18,03 μ. — Oosporen habe ich nicht gesehen.

Auf *Arabis Turrita* endlich ist der Rasen locker und tritt fleckenweise an der Unterseite der Blätter auf. Die Conidienträger verlassen die Spaltöffnungen einzeln und erreichen die durchschnittliche Höhe von 200—250 μ. Auch sie entsprechen dem Mittelschlag, der aus fig. 40 (*Sisymbrium orientale*) ersichtlich ist. — Die Conidien sind breit ellipsoidisch, 11—24, meist 16—20 μ lang, 9—23, 15—19 μ breit Der Mittelwert der Längenkurve (fig. 5, Kurve 2) beträgt 19,17 μ, derjenige der Breitenkurve (fig. 6, Kurve 2) 17.32 μ. — Oosporen habe ich nicht gesehen.

Zu Infektionsversuchen konnte ich Conidien der Formen auf *Arabis alpina, A. hirsuta* und *A. Turrita* verwenden.

Versuchsreihe VI.

Eingeleitet am 31. 7. 1916 mit Material von *Arabis alpina* vom Westhang des Niesengipfels.

Versuchspflanzen.

1. *Arabis alpina* (Haage & Schmidt, Erfurt), Kotyledonen und Laubblätter.
2. *Arabis hirsuta* (Marburg), Kotyledonen.
3. *Arabis Holboellii* (Zürich), Kotyledonen und Laubblätter.
4. *Arabis Halleri* (Marburg), Kotyledonen und Laubblätter.
5. *Arabis Turrita* (Berlin), Kotyledonen und Laubblätter.
6. *Turritis glabra* (Olmütz), junge Pflanzen.
7. *Arabis arenosa* (Zürich), junge Pflanzen.
8. *Cardamine hirsuta* (Zürich), Kotyledonen und Laubblätter.

Alle Pflanzen wurden unter Glasglocken infiziert. — Am 5. 8. zeigten sich auf der Unterseite der Kotyledonen von *Arabis alpina* vereinzelte Conidienträger. Die übrigen Pflanzen blieben gesund.

Versuchsreihe VII.

Eingeleitet am 1. 8. 1916 mit Material von *Arabis alpina* vom selben Standort wie in Reihe VI.

Versuchspflanzen.

1. *Arabis alpina* (Haage & Schmidt, Erfurt), Kotyledonen und Laubblätter.
2. *Brassica oleracea* (Vatter, Bern), Kotyledonen.
3. *Cheiranthus Cheiri* (Vatter, Bern), Kotyledonen und Laubblätter.
4. *Capsella Bursa pastoris* (Haage & Schmidt, Erfurt), junge Pflanzen.
5. *Sisymbrium officinale* (Haage & Schmidt, Erfurt), junge Pflanzen.
6. *Raphanus sativus* (Vatter, Bern), Kotyledonen.
7. *Sisymbrium Sophia* (Haage & Schmidt, Erfurt), junge Pflanzen.
8. *Sinapis alba* (Vatter, Bern), Kotyledonen.
9. *Sinapis arvensis* (Haage & Schmidt, Erfurt), Kotyledonen und Laubblätter.

Die Töpfe Nr. 2, 6, 8 und 9 wurden im Treibhaus, die übrigen unter Glasglocken infiziert. — Am 7. 8. fand ich *Arabis alpina* recht deutlich von *Peronospora* befallen. Die übrigen Versuchspflanzen blieben während der 3 Tage, während welcher die Kontrolle noch dauerte, gesund.

Versuchsreihe VIII.

Eingeleitet am 2. 8. mit Material von *Arabis alpina* vom selben Fundort wie in Reihe VI.

Versuchspflanzen.

1. *Arabis alpina* (Haage & Schmidt, Erfurt), Kotyledonen und Laubblätter.
2. *Lepidium sativum* (Haage & Schmidt, Erfurt), krautige Pflanzen.
3. *Lepidium latifolium* (Berlin), junge Pflanzen.
4. *Lepidium Draba* (Marburg), Kotyledonen und Laubblätter.
5. *Lepidium virginicum* (Berlin), junge Pflanzen.
6. *Erysimum repandum* (Tabor), blühende Pflanzen.
7. *Matthiola incana* (Bukarest), junge Pflanzen.

Alle Pflanzen wurden unter Glasglocken infiziert. — Am 9. 8. zeigten sich auf den Kotyledonen von *Arabis alpina* einige wenige Conidienträger. Die übrigen Pflanzen blieben auch am andern Tage noch gesund.

Versuchsreihe IX.

Eingeleitet am 27. 4. 1916 mit Material von *Arabis hirsuta* aus einer sumpfigen Wiese südöstlich des Hospizes von Perreux (bei Boudry, Kt. Neuenburg).

Versuchspflanzen.

1. *Arabis hirsuta* (Marburg), junge Pflanzen.
2. *Lepidium sativum* (Haage & Schmidt, Erfurt), 10 cm hohe Pflanzen.
3. *Arabis Turrita* (Berlin), Kotyledonen und Laubblätter.
4. *Arabis Turrita* (Zürich), Kotyledonen und Laubblätter.
5. *Turritis glabra* (Olmütz), junge Pflanzen.
6. *Arabis Halleri* (Marburg), junge Pflanzen.
7. *Arabis hirsuta* (Marburg), Kotyledonen und Laubblätter.
8. *Erucastrum Pollichii* (Würzburg), Kotyledonen und Laubblätter.

9. *Arabis Turrita* (Zürich), Kotyledonen und Laubblätter.
10. *Arabis hirsuta* (blühende Pflanzen von einem Wegrand bei Bôle, Kt. Neuenburg).
11. *Arabis alpina* (Zürich), Kotyledonen und Laubblätter.
12. *Arabis Holboellii* (Zürich), junge Pflanzen.

Alle Pflanzen wurden unter Glasglocken infiziert. — Am 3. 5. zeigten sich an den Kotyledonen und Blättern der Töpfe Nr. 1 und 7 sehr reiche Rasen, die in der Folgezeit an Üppigkeit zunahmen und den Tod der betreffenden Versuchspflanzen herbeiführten. Alle übrigen Pflanzen, also auch die ausgewachsene *Arabis hirsuta* Nr. 10, blieben gesund; aus den letztern ergibt es sich, daß die vorliegende Peronosporaform nur junge Gewebe anzugreifen vermag.

Versuchsreihe X.

Eingeleitet am 29. 4. 1916 mit Material von *Arabis hirsuta* vom selben Standort bei Perreux wie in Versuchsreihe IX.

1. *Arabis hirsuta* (Marburg), Kotyledonen und Laubblätter.
2. *Sisymbrium officinale* (Haage & Schmidt, Erfurt), junge Pflanzen.
3. *Sisymbrium Sophia* (Haage & Schmidt, Erfurt), junge Pflanzen.
4. *Arabis arenosa* (Zürich), Kotyledonen und Laubblätter.
5. *Hutchinsia alpina* (Haage & Schmidt, Erfurt), Kotyledonen und Laubblätter.
6. *Lepidium campestre* (München), üppige Pflanzen.
7. *Lepidium virginicum* (Berlin), junge Pflanzen.
8. *Camelina foetida* (Tabor), junge Pflanzen.
9. *Erysimum repandum* (Tabor), junge Pflanzen.
10. *Alyssum calycinum* (Marburg), Kotyledonen und Laubblätter.
11. *Cardamine hirsuta* (Zürich), Kotyledonen und Laubblätter.
12. *Capsella Bursa pastoris* (Haage & Schmidt, Erfurt), junge Pflanzen.
13. *Barbaraea vulgaris* (Würzburg), junge Pflanzen.
14. *Lunaria biennis* (Berlin), Kotyledonen und Laubblätter.
15. *Biscutella laevigata* (Hohenheim), junge Pflanzen.
16. *Neslea paniculata* (Marburg), junge Pflanzen.
17. *Brassica oleracea* (Vatter, Bern), Kotyledonen.

Alle Töpfe mit Ausnahme von Nr. 17 (dieser im Treibhaus) wurden unter Glasglocken infiziert. — Am 6. 5. zeigten sich üppige Rasen an der Unter- und Oberseite der Kotyledonen und Blätter von *Arabis hirsuta.* — Alle übrigen Pflanzen blieben dauernd gesund.

Versuchsreihe XI.

Eingeleitet am 10. 5. 1916 mit Material von *Arabis hirsuta* vom selben Standort bei Perreux wie in Reihe IX.

1. *Arabis hirsuta* (Marburg), Kotyledonen und Laubblätter.
2. *Matthiola incana* (Bukarest), Kotyledonen und Laubblätter.
3. *Reseda luteola* (Haage & Schmidt, Erfurt), Kotyledonen und Laubblätter.
4. *Brassica nigra* (Zürich), Kotyledonen.
5. *Senebiera coronopus* (Marburg), junge Pflanzen.

6. *Erysimum cheiranthoides* (Olmütz), Kotyledonen und Laubblätter.
7. *Diplotaxis tenuifolia* (Bremen), Kotyledonen und Laubblätter.
8. *Iberis amara* (Haage & Schmidt, Erfurt), Kotyledonen.
9. *Berteroa incana* (Würzburg), Kotyledonen und Laubblätter.
10. *Camelina sativa* (Würzburg), junge Pflanzen.
11. *Chorispora tenella* (Würzburg), junge Pflanzen.
12. *Draba nemorosa* var. *leiocarpa* (Lund), junge Pflanzen.
13. *Alyssum maritimum* (Marburg), Kotyledonen und Laubblätter.
14. *Sisymbrium pannonicum* (Berlin), Kotyledonen und Laubblätter.

Alle Töpfe mit Ausnahme von Nr. 4 (dieser im Treibhaus) wurden unter Glasglocken infiziert. — Am 16. 5. trat ein sehr reicher Rasen auf an den Kotyledonen und Blättern von *Arabis hirsuta*. Alle übrigen Pflanzen blieben dauernd gesund.

Versuchsreihe XII.

Eingeleitet am 27. 4. 1916 mit Material von *Arabis Turrita*, gesammelt am Eisenbahndamm zwischen Bôle und Champs-de-Moulin (Kt. Neuenburg).

1. *Arabis Turrita* (Berlin), Kotyledonen und Laubblätter.
2. *Turritis glabra* (Olmütz), junge Pflanzen.
3. *Arabis alpina* (Olmütz), Kotyledonen und Laubblätter.
4. *Arabis Halleri* (Marburg), Kotyledonen und Laubblätter.
5. *Arabis hirsuta* (Marburg), Kotyledonen und Laubblätter.
6. *Arabis Holboellii* (Zürich), Kotyledonen und Laubblätter.
7. *Turritis gabra* (Olmütz), Kotyledonen und Laubblätter.
8. *Arabis Turrita* (Berlin), Kotyledonen.

Alle Pflanzen wurden unter Glasglocken infiziert. — Am 3. 5. zeigten sich auf den Kotyledonen von *Arabis Turrita* (Töpfe Nr. 1 und 8) reiche Rasen, die nach und nach auf die jungen Blätter übergriffen. Alle übrigen Versuchspflanzen blieben gesund.

Versuchsreihe XIII.

Eingeleitet am 29. 4. 1916 mit Material von *Arabis Turrita* vom selben Standort westlich von Bôle wie in Reihe XII.

Versuchspflanzen.

1. *Arabis Turrita* (Berlin), Kotyledonen und Laubblätter.
2. *Arabis arenosa* (Zürich), Kotyledonen und Laubblätter.
3. *Sisymbrium officinale* (Haage & Schmidt, Erfurt), junge Pflanzen.
4. *Cardamine hirsuta* (Zürich), junge Pflanzen.
5. *Sisymbrium Sophia* (Haage & Schmidt, Erfurt), junge Pflanzen.
6. *Lepidium sativum* (Haage & Schmidt, Erfurt), 15 cm hohe Pflanzen.
7. *Hutchinsia alpina* (Haage & Schmidt, Erfurt), junge Pflanzen.
8. *Capsella Bursa pastoris* (Haage & Schmidt, Erfurt), junge Pflanzen.
9. *Arabis Turrita* (Berlin), Kotyledonen und Laubblätter.
10. *Brassica oleracea* (Vatter, Bern), Kotyledonen.

Alle Töpfe mit Ausnahme von Nr. 10 (dieser im Treibhaus) wurden unter Glasglocken infiziert. — Am 6. 5. zeigten sich auf den Kotyledonen von *Arabis Turrita* (Nr. 1 u. 9), die beide unter Mucorineen litten, leichte Rasen. — Alle übrigen Pflanzen blieben dauernd gesund.

Zusammenfassung: 1. Die Formen auf den verschiedenen Arabisarten sind morphologisch meist deutlich von einander geschieden. Ihre Conidienträger weisen zwar, mit Ausnahme derjenigen auf *Arabis alpina* und *A. oxyphylla*, keine Eigentümlichkeiten auf. Dafür differieren sie in der Größe der Conidien, bei welchen von 7 untersuchten Formen 5 ungleiche Dimensionen besitzen; die Häufigkeitsgipfel dieser Dimensionen liegen für die Länge zwischen 16 und 26 μ, für die Breite zwischen 14 und 22 μ und bilden miteinander eine gleitende Reihe.. — Das Beispiel der *Peronospora* auf *Arabis alpina* und *A. oxyphylla* zeigt im speziellen, daß es unzulänglich gewesen wäre, bei den Untersuchungen nur ein willkürliches Merkmal, z. B. die Länge der Conidien, herauszugreifen; denn die Conidien auf *Arabis alpina* und *A. oxyphylla* sind gleich lang (cf. fig. 5, Kurven 3 und 4); sie differieren hingegen beträchtlich in der Breite (cf. fig. 6, Kurven 3 und 4). Ferner sind die Conidienträger der beiden Formen voneinander total verschieden (fig. 7 und 40).

2. Der Pilz auf *Arabis alpina* ließ sich nur wieder übertragen auf *Arabis alpina*, nicht aber auf *A. arenosa*, *A. Halleri*, *A. hirsuta*, *A. Holboellii*, *A. Turrita*, *Brassica oleracea*, *Capsella Bursa pastoris*, *Cardamine hirsuta*, *Cheiranthus Cheiri*, *Erysimum repandum*, *Lepidium Draba*, *L. latifolium*, *L. sativum*, *L. virginicum*, *Matthiola incana*, *Raphanus sativus*, *Sinapis alba*, *S. arvensis*, *Sisymbrium officinale*, *S. Sophia* und *Turritis glabra*. — In gleicher Weise ergaben die übrigen von mir ausgeführten Versuchsreihen, daß *Arabis alpina* nicht empfänglich ist für die *Peronospora* auf *Alliaria officinalis*, *Arabis hirsuta*, *A. Turrita*, *Brassica oleracea*, *Capsella Bursa pastoris*, *Cheiranthus Cheiri*, *Erucastrum Pollichii*, *Raphanus Raphanistrum*, *Sinapis arvensis*, *Sisymbrium officinale*, *Thlaspi alpestre* und *Thl. perfoliatum*.

3. *Arabis arenosa* ist immun gegen den Pilz auf *Arabis alpina*, *A. hirsuta*, *A. Turrita*, *Brassica oleracea*, *Capsella Bursa pastoris*, *Erucastrum Pollichii*, *Raphanus Raphanistrum*, *Sisymbrium officinale*, *Thlaspi alpestre* und *Thl. perfoliatum*.

4. *Arabis Halleri* ist immun gegen den Pilz auf *Alliaria officinalis*, *Arabis alpina*, *A. hirsuta*, *A. Turrita*, *Brassica oleracea*, *Capsella Bursa pastoris*, *Cheiranthus Cheiri*, *Raphanus Raphanistrum*, *Sisymbrium officinale*, *Thlaspi alpestre* und *perfoliatum*.

5. Der Pilz auf *Arabis hirsuta* geht nur über auf *Arabis hirsuta*, nicht aber auf *Alyssum calycinum*, *A. maritimum*, *Arabis alpina*, *A. arenosa*, *A. Halleri*, *A. Holboellii*, *A. Turrita*, *Barbaraea vulgaris*, *Berteroa incana*, *Biscutella laevigata*, *Brassica oleracea*, *Br. nigra*, *Camelina foetida*. *C. sativa*, *Capsella Bursa pastoris*, *Cardamine hirsuta*, *Chorispora tenella*, *Diplotaxis tenuifolia*, *Draba nemorosa* var. *leiocarpa*, *Erucastrum Pollichii*, *Erysimum cheiranthoides*, *E. repandum*, *Hutchinsia alpina*, *Iberis amara*, *Lepidium campestre*, *L. sativum*, *L. virginicum*, *Lunaria biennis*, *Matthiola incana*, *Neslea paniculata*, *Reseda luteola*, *Senebiera coronopus*, *Sisymbrium officinale*, *S. pannonicum*, *S. Sophia* und *Turritis glabra*. — In gleicher Weise ist *Arabis hirsuta* nicht

empfänglich für den Pilz auf *Alliaria officinalis, Arabis alpina, A. Turrita, Brassica oleracea, Capsella Bursa pastoris, Cheiranthus Cheiri, Erucastrum Pollichii, Raphanus Raphanistrum, Sinapis arvensis, Sisymbrium officinale, Thlaspi alpestre* und *Thl. perfoliatum.*

6. *Arabis Holboellii* ist immun gegen den Pilz auf *Alliaria officinalis, Arabis alpina, A. hirsuta, A. Turrita, Brassica oleracea, Capsella Bursa pastoris, Cheiranthus Cheiri, Erucastrum Pollichii, Raphanus Raphanistrum, Sinapis arvensis, Sisymbrium officinale* und *Thlaspi alpestre.*

7. Der Pilz auf *Arabis Turrita* geht nur über auf *Arabis Turrita,* nicht aber auf *Arabis alpina, A. arenosa, A. Halleri, A. hirsuta, A. Holboellii, Brassica oleracea, Capsella Bursa pastoris, Cardamine hirsuta, Hutchinsia alpina, Lepidium sativum, Sisymbrium officinale, S. Sophia* und *Turritis glabra.* — In gleicher Weise ist *Arabis Turrita* nicht empfänglich für den Pilz auf *Alliaria officinalis, Arabis alpina, A. hirsuta, Brassica oleracea, Capsella Bursa pastoris, Cheiranthus Cheiri, Erucastrum Pollichii, Raphanus Raphanistrum, Sinapis arvensis, Sisymbrium officinale, Thlaspi alpestre* und *Thl. perfoliatum.*

8. Es fragt sich schließlich, ob der Pilz auf *Arabis arenosa* mit demjenigen auf *A. hirsuta* und derjenige auf *Arabis albida* mit dem auf *A. alpina* identisch sei. Die von mir angewandte morphologische Untersuchungsmethode ist nicht fein genug, um zwischen ihnen konstante Differenzen herauszubringen; denn es wäre denkbar, daß bei Anwendung einer stärkern Vergrößerung die Gipfel der Kurven der Conidiendimensionen, z. B. von *Arabis hirsuta* mit denjenigen der *Peronospora* auf *A. arenosa* nicht zusammenfallen könnten; nur bliebe dann die Frage offen, ob nicht die Intervalle des Maßstabes zu klein sein würden und innerhalb der Fehlergrenzen lägen. — An biologischen Ergebnissen steht nur fest — insofern wenigstens die Infektionsart in Reihe X richtig ist — daß der Pilz auf *Arabis hirsuta* nicht auf *A. arenosa* übergeht.

4. Die Form auf Barbaraea.

Untersuchtes Herbarmaterial:

Barbaraea vulgaris R. Br. Liegnitz, April und Oktober 1877, leg. Gerhardt. (Herb. d. Bot. Mus. Berlin.)

Der Rasen an der Unterseite der Blätter ist sehr dicht und wird durch die Blattnervatur in einzelne Parzellen gegliedert. Die Conidienträger brechen zu zwei bis 6 hervor, erreichen meist eine Höhe von 250—300 μ und zeigen in ihrer Form große Anklänge an den Typus der *Peronospora* auf *Sisymbrium officinale* (fig. 34). Sie unterscheiden sich von diesem nur durch die Sparrigkeit der Äste und durch die beträchtlichere Dicke des Stammes und der Verzweigungen. — Die Conidien sind rundlich, 11—25, meist 14—18 μ lang, 9—18, meist 13—16 μ breit. Mittelwert der Längenkurve (fig. 8, Kurve 1) 16,58 μ. Mittelwert der Breitenkurve (fig. 9, Kurve 1) 14,26 μ. — Das Material ließ eine Nachprüfung auf Oosporen nicht zu.

In gleicher Weise standen mir keine Conidien zu Experimentierzwecken zur Verfügung. Dagegen ergaben die übrigen Versuche, daß *Barbaraea vulgaris* immun ist gegen die Formen auf *Alliaria officinalis*, *Arabis hirsuta*, *Brassica oleracea*, *Capsella Bursa pastoris*, *Cheiranthus Cheiri*, *Erucastrum Pollichii*, *Lunaria rediviva*, *Raphanus Raphanistrum*, *Sinapis arvensis*, *Sisymbrium officinale*, *Thlaspi alpestre* und *Thl. perfoliatum*.

5. Die Form auf Berteroa.

Untersuchtes Herbarmaterial:

Berteroa incana (L.) DC., bei Kunitz und bei Liegnitz, Mai 1869, leg. Gerhardt. (Schneider, Herb. schles. Pilze, Nr. 121) und . . . . (unleserlich) bei Liegnitz, 16. Mai 1869, leg. Gerhardt) Herb. G. Winter), beide aus dem Bot. Mus. Berlin.

Berteroa mutabilis DC. Dalmatien: auf Lapad bei Ragusa. 5. VI. 1914, leg. O. Jaap (Herb. Gäumann).

Soweit das sehr kärgliche Material von *Berteroa incana* (ich konnte auch mit der Lupe nicht mehr als ein paar Dutzend Conidien-

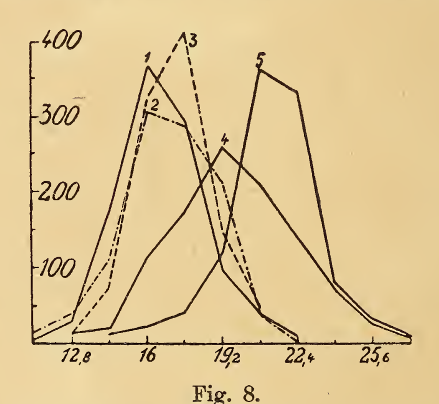


Fig. 8.

Kurve 1: Längenkurve der Conidien auf *Barbarea vulgaris*.
Kurve 2: Längenkurve der Conidien auf *Biscutella laevigata*.
Kurve 3: Längenkurve der Conidien auf *Berteroa incana*.
Kurve 4: Längenkurve der Conidien auf *Brassica oleracea*.
Kurve 5: Längenkurve der Conidien auf *Berteroa mutabilis*.

träger entdecken) eine Beschreibung zuläßt, ist folgendes zu bemerken: Die Träger treten einzeln aus den Spaltöffnungen hervor und sind meist 150—450 μ hoch. Sie sind wenig verzweigt und scheinen dem Typus der *Peronospora* auf *Camelina sativa* (fig. 12) und auf *Turritis glabra* (fig. 43) anzugehören. Nur fallen die Endgabeln auf durch ihre sehr große Kürze. — Die Conidien sind rundlich, 12—21, meist 16—18 μ lang, 12—20, meist 15—17 μ breit. Ich fand nicht eine genügend große Anzahl, um die normalen tausend Messungen auszuführen, sondern mußte mich auf deren 300 beschränken. Die Kurven für die Längen (fig. 8, Kurve 3)

und die Breiten (fig. 9, Kurve 3) sind durch Multiplikation mit dem Faktor 3,33 dem Wert 1000 näher gebracht und dann entsprechend den übrigen Kurven reduziert worden. Ebenso stammen die Mittelwerte nur von den 300 Messungen her; sie besitzen dennoch ziemlich einwandfreie Beweiskraft, da die Kurven eindeutig eingipflig ausfielen. Der Mittelwert der Längen beträgt 17,36 μ, derjenige der Breiten 16,04 μ. — Oosporen habe ich selbstverständlich nicht suchen können.

Infektionsversuche mit Conidien der Form auf *Berteroa* wurden nicht ausgeführt; dagegen ergaben die übrigen Reihen, daß *Bert. incana* nicht empfänglich ist für die *Peronospora* auf *Arabis hirsuta*,

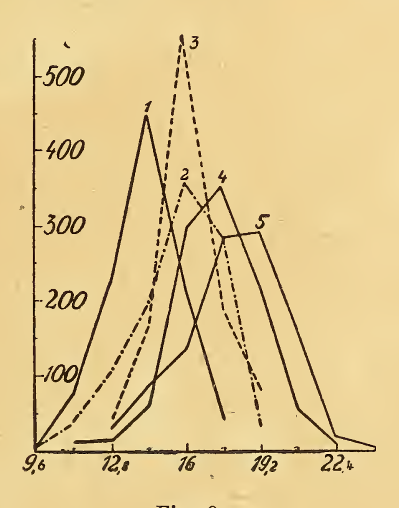


Fig. 9.

Kurve 1: Breitenkurve der Conidien auf *Barbaraca vulgaris.*
Kurve 2: Breitenkurve der Conidien auf *Biscutella laevigata.*
Kurve 3: Breitenkurve der Conidien auf *Berteroa incana.*
Kurve 4: Breitenkurve der Conidien auf *Brassica oleracea.*
Kurve 5: Breitenkurve der Conidien auf *Berteroa mutabilis.*

Brassica oleracea, Capsella Bursa pastoris, Raphanus Raphanistrum und *Thlaspi perfoliatum.*

Der Pilz bedeckt auf *Berteroa mutabilis* in ziemlich dichten Rasen die Unterseite der Blätter. Die Conidienträger verlassen die Spaltöffnungen zu 2—8, erreichen die mittlere Höhe von 300—500 μ und gehören zum Typus der *Peronospora* auf *Sisymbrium officinale* (fig. 34) oder *Sis. orientale* (fig. 35). — Die Conidien sind breit ellipsoidisch, 14—29, meist 19—23 μ lang, 11—25, meist 14—21 μ breit. Mittelwert der Längenkurve (fig. 8, Kurve 5) 21,31 μ, Mittelwert der Breitenkurve (fig. 9, Kurve 5) 17,95 μ. — Ich habe in dem Material keine Oosporen finden können.

6. Die Form auf Biscutella.

Untersuchtes Herbarmaterial:

Biscutella laevigata L., Himmelsschrofen, Allgäu, 17. Juli 1898. leg. P. Sydow (Herb. Sydow).

Die Conidienträger sind auf der Unterseite der Blätter zerstreut und treten einzeln aus den Spaltöffnungen hervor. Sie sind sehr hochgestielt, im Mittel 700 μ hoch, und gehören zum Typus der *Peronospora* auf *Capsella Bursa pastoris* (fig. 13). — Die Conidien sind rundlich, 11—23, meist 14—19 μ lang, 9—20, meist 13—17 μ breit. Mittelwert der Längenkurve (fig. 8, Kurve 2) 17,02 μ, Mittelwert der Breitenkurve (fig. 9, Kurve 2) 15,69 μ — Ich habe das Material nicht auf Oosporen untersuchen können.

Ebensowenig waren mir Infektionsversuche mit Sporen dieser Form möglich. Dagegen ergaben die übrigen Versuchsreihen, daß *Biscutella laevigata* immun ist gegen die *Peronospora* auf *Alliaria officinalis, Arabis hirsuta, Brassica oleracea, Capsella Bursa pastoris, Cheiranthus Cheiri, Raphanus Raphanistrum, Sinapis arvensis, Sisymbrium officinale* und *Thlaspi alpestre.*

7. Die Form auf Brassica.

Untersuchtes Herbarmaterial:

1. *Brassica Napus* L., aus de Thümen, fungi austriaci, Nr. 1038.
2. *Brassica oleracea* L., aus Versuchsreihen. 28. Juni 1915, leg. E. Gäumann (Herb. d. Bot. Inst. Bern).
3. *Brassica oleracea* var. *botrytis*, Tabor, 6. März 1911, leg. F. Bubák (Herb. Bubák).
4. *Brassica oleracea* var. *capitata*, Troya (Böhmen), 25. Febr. 1901, leg. F. Bubák (Herb. Bubák).
5. *Brassica oleracea* var. *capitata rubra*, Mai 1904, leg. F. Bubàk (Herb. Bubák).
6. *Brassica oleracea* var. *gongylodis*, Tabor, 20. Mai 1903, leg. F. Bubák (Herb. Bubák).
7. *Brassica oleracea* var. *sabauda*, Prag (?), 25. April 1900, leg. F. Bubák (Herb. Bubák),
8. *Brassica Rapa* L., aus einem Beet des Bot. Gartens Bern, 28. Juni 1915, leg. E. Gäumann (Herb. d. Bot. Inst. Bern).

Das Material auf *Brassica Napus* war gar zu spärlich und ließ eine Untersuchung nicht zu.

Auf *Brassica oleracea* bedeckt der Pilz in lockern Rasen die Stengel und die ganze Unter- und Oberseite der Kotyledonen, findet sich dann aber auf den ausgewachsenen Blättern nur in kleinen Flecken. Die Conidienträger verlassen die Spaltöffnungen einzeln oder zu zweit, erreichen die durchschnittliche Höhe von 400 μ und entsprechen dem Typus der *Peronospora* auf *Sisymbrium officinale* (fig. 34). — Die Conidien sind kurz ellipsoidisch, 12—28, meist 16—22 μ lang, 11—23, meist 16—19 μ breit.

Mittelwert der Längenkurve (fig. 8, Kurve 4) 19,69 n, Mittelwert der Breitenkurve (fig. 9, Kurve 4) 17,42 μ. — Der mittlere Durchmesser der Oogone — in den Blättern nur vereinzelt auftretend — beträgt 35—50, meist 40 μ, derjenige der Oosporen 25—30, meist 28 μ.

Auf den 5 untersuchten Varietäten der *Brassica oleracea* vermochte ich auch bei genauem Studium in der Art des Auftretens und in der Form und den Dimensionen der Conidienträger und Conidien keine prinzipiellen Unterschiede wahrzunehmen.

Der Pilz auf *Brassica Rapa* stimmt mit demjenigen auf *Brassica oleracea* in allen wesentlichen Merkmalen überein. Die Beschreibung ist also dort nachzusehen.

Zu Infektionsversuchen stand mir hauptsächlich *Brassica oleracea* zur Verfügung, daneben im Jahr 1915 *Br. Rapa*, freilich nur in beschränktem Maße.

Versuchsreihe XIV.

Eingeleitet am 19. Mai 1915 mit Material von *Brassica oleracea* aus dem Bot. Garten Bern.

Versuchspflanzen:

1. *Brassica oleracea* (Vatter, Bern), Kotyledonen.
2. *Brassica Rapa* (Vatter, Bern), Kotyledonen.

Beide Pflanzen wurden im Treibhaus infiziert. — Am 26. Mai zeigten sich reichliche Conidienträger auf Topf Nr. 1, dagegen eine weit schwächere Infektion auf Topf Nr. 2. Auch die späteren Versuche bestätigten das Resultat, daß die Rasen auf *Brassica Rapa* nie die Üppigkeit erreichen wie auf *Brassica oleracea.*

Versuchsreihe XV.

Eingeleitet am 17. 6. 1915 mit Material von *Brassica Rapa* aus dem Bot. Garten Bern.

Versuchspflanzen:

1. *Brassica Rapa* (Vatter, Bern), Kotyledonen.
2. *Brassica oleracea* (Vatter, Bern), Kotyledonen.

Infektionslokal war wiederum ein Treibhaus. — Am 23. 6. zeigten sich auf Topf Nr. 2 die gewöhnlichen Rasen, auf Topf Nr. 1 dieselben vereinzelten Träger wie in Versuch XIV.

Versuchsreihe XVI.

Eingeleitet am 24. 3. 1916 mit Material von *Brassica oleracea* aus dem Bot. Garten Bern.

1. *Brassica oleracea* (Vatter, Bern), Kotyledonen.
2. *Raphanus Raphanistrum* (Marburg), Kotyledonen.
3. *Sinapis alba* (Vatter, Bern), Kotyledonen.
4. *Brassica oleracea* (Vatter, Bern), Kotyledonen.
5. *Capsella Bursa pastoris* (Haage & Schmidt, Erfurt), junge Pflanzen
6. *Lepidium sativum* (Haage & Schmidt, Erfurt), junge Pflanzen.
7. *Lepidium campestre* (München), junge Pflanzen.

Die Töpfe Nr. 1—4 wurden im Treibhaus, 5—7 unter Glasglocken infiziert. — Am 29. 3. zeigten sich auf *Brassica oleracea* Nr. 1 und 4 die gewohnten Rasen, während die Pflanzen der Töpfe Nr. 2 und 3 eigentümliche, punktförmige Verfärbungen aufwiesen, ohne je Conidienträger zu zeigen. Ich vermag nicht zu entscheiden, ob diese Fleckenbildungen auf die Beeinflussung durch die Infektionsflüssigkeit zurückzuführen ist, oder ob wirklich eine Infektion stattfand, die aber nicht bis zur Trägerbildung gelangte. Die übrigen Pflanzen blieben dauernd gesund.

Versuchsreihe XVII.

Eingeleitet am 1. 4. 1916 mit Material von *Brassica oleracea* aus Reihe XVI.

Versuchspflanzen:

1. *Brassica oleracea* (Vatter, Bern), Kotyledonen.
2. *Raphanus sativus* (Vatter, Bern), Kotyledonen.
3. *Brassica nigra* (Zürich), Kotyledonen.
4. *Cardamine hirsuta* (aus dem Freien, siehe Anmerkung zu Reihe IV), junge Triebe.
5. *Sisymbrium pannonicum* (Berlin), Kotyledonen.
6. *Chorispora tenella* (Würzburg), Kotyledonen.
7. *Alyssum calycinum* (Marburg), Kotyledonen.
8. *Senebiera coronopus* (Marburg), Kotyledonen.

Die Töpfe Nr. 1—3 wurden im Treibhaus, die übrigen unter Glasglocken behandelt. Am 4. 4. zeigten sich auf *Brassica oleracea* üppige Rasen, auf *Raphanus sativus* und *Brassica nigra* die in Versuchsreihe XVI besprochenen Flecken. Die übrigen Pflanzen blieben gesund.

Versuchsreihe XVIII.

Eingeleitet am 10. 4. 1916 mit Material von *Brassica oleracea* aus Reihe XVII.

Versuchspflanzen:

1. *Brassica oleracea* (Vatter, Bern), Kotyledonen.
2. *Sinapis arvensis* (Hohenheim), Kotyledonen.
3. *Brassica Rapa* var. *campestris* (Hohenheim), Kotyledonen.

Alle Pflanzen wurden im Treibhaus infiziert. — Am 15. 4. zeigten sich reiche Rasen auf *Brassica oleracea*, spärlichere auf *Brassica Rapa* var. *campestris* und nur die besprochenen ominösen Flecken auf *Sinapis arvensis*.

Versuchsreihe XIX.

Eingeleitet am 18. 4. 1816 mit Material von *Brassica oleracea* aus der vorangehenden Reihe.

1. *Brassica oleracea* (Vatter, Bern), Kotyledonen.
2. *Matthiola incana* (Bukarest), junge Pflanzen.
3. *Arabis Halleri* (Marburg), junge Pflanzen.
4. *Barbaraea vulgaris* (Würzburg), junge Pflanzen.

Alle Töpfe wurden im Treibhaus infiziert. — Am 24. 4. zeigte sich ein Erfolg auf *Brassica oleracea*, die übrigen Pflanzen blieben gesund.

Versuchsreihe XX.

Eingeleitet am 23. 5. 1916 mit Material von *Brassica oleracea* aus dem Bot. Garten Bern.

Versuchspflanzen:

1. *Brassica oleracea* (Vatter, Bern), Kotyledonen.
2. *Brassica nigra* (Zürich), Kotyledonen.
3. *Sinapis arvensis* (Haage & Schmidt, Erfurt), Kotyledonen.
4. *Brassica Napus* (Tabor), Kotyledonen.
5. *Brassica Rapa* var. *campestris* (Hohenheim), Kotyledonen.

Alle Pflanzen wurden im Treibhaus infiziert. — Am 26. 5. zeigten sich üppige Rasen auf der Unter- und Oberseite der Kotyledonen und am hypokotylen Glied von *Brassica oleracea*, am 27. vereinzelte Träger auch auf *Brassica Rapa* var. *campestris*. Die übrigen Pflanzen wiesen nur die bekannten dunkeln Punkte auf, bildeten aber keine Conidienträger. Einzig in Topf Nr. 3 war ein Exemplar erkrankt; es erwies sich aber bei näherem Zusehen als nicht mit *Sinapis arvensis* identisch. Herr Obergärtner A. Schenk hatte die Güte, dieses Pflänzchen herauszunehmen und einzeln in einen Topf zu pflanzen, um es zum Zwecke der Verifizierung älter werden zu lassen. Unvorsichtigerweise stellte ich den Topf in ein Versuchshäuschen hinter das Palmenhaus; als ich mich nach 2 Wochen nach dem Befinden des Keimlings umsah, war derselbe umgestanden. Er hatte die große Wärme nicht ertragen. Die nunmehr angestellte mikroskopische Untersuchung ergab, daß die Träger in ihrer Form nicht allzusehr von denjenigen auf *Brassica oleracea* verschieden waren, einzeln die Spaltöffnungen verließen und in ihrer Höhe zwischen 300 und 450 μ schwankten. Die zehn gemessenen Conidien paßten in den Rahmen der *Brassica oleracea*, so daß leider angenommen werden muß, die Infektion sei spontan von daher erfolgt.

Versuchsreihe XXI.

Eingeleitet am 2. 6. 1916 mit Material von *Brassica oleracea* aus einer hier nicht angeführten Kontrollreihe.

1. *Brassica oleracea* (Vatter, Bern), Kotyledonen.
2. *Eruca sativa* (Haage & Schmidt, Erfurt), Kotyledonen.

Infektionslokal war wiederum ein Treibhaus. — Am 7. 6. zeigten sich auf *Brassica oleracea* zahlreiche Träger, auf *Eruca sativa* wiederum die dunkeln Punkte, ohne daß je eine Trägerbildung zu konstatieren gewesen wäre.

Versuchsreihe XXII.

Eingeleitet am 14. 7. 1916 mit Material von *Brassica oleracea* aus der Handelsgärtnerei Jakob am Turnweg in Bern.

Versuchspflanzen:

1. *Brassica oleracea* (Vatter, Bern), Kotyledonen.
2. *Arabis alpina* (Haage & Schmidt, Erfurt), Kotyledonen und Laubblätter.
3. *Arabis Turrita* (Berlin), Kotyledonen und Laubblätter.
4. *Arabis hirsuta* (Marburg), Kotyledonen und Laubblätter.
5. *Arabis arenosa* (Zürich), Kotyledonen und Laubblätter.
6. *Arabis Holboellii* (Zürich), Kotyledonen und Laubblätter.

Alle Töpfe, mit Ausnahme von Nr. 1 (dieser im Treibhaus), wurden unter Glasglocken infiziert. — Am 18. 7. traten üppige Rasen an der Unter- und Oberseite der Kotyledonen von *Brassica oleracea* auf. Die übrigen Pflanzen blieben gesund.

Versuchsreihe XXIII.

Eingeleitet am 15. 7. 1916 mit dem gleichen Material von *Brassica oleracea* wie Reihe XXII.

Versuchspflanzen:

1. *Brassica oleracea* (Vatter, Bern), Kotyledonen.
2. *Erucastrum Pollichii* (Zürich), Kotyledonen.
3. *Alliaria officinalis* (selbst gesammelt), Kotyledonen.
4. *Matthiola incana* (Bukarest), Kotyledonen.
5. *Cardamine Impatiens* (Hohenheim), Kotyledonen und Laubblätter.
6. *Cheiranthus Cheiri* (Vatter, Bern), Kotyledonen und Laubblätter.
7. *Biscutella laevigata* (Hohenheim), Kotyledonen und Laubblätter.
8. *Stenophragma Thalianum* (Hohenheim), Kotyledonen und Laubblätter
9. *Draba nemorosa* var. *leiocarpa* (Lund), junge Pflanzen.
10. *Cardamine pratensis* (aus dem Freien), blühende Pflanzen.
11. *Cardamine pentaphylla* (Zürich), Kotyledonen.

Alle Töpfe, mit Ausnahme von Nr. 1 (dieser im Treibhaus), wurden unter Glasglocken infiziert. — Am 20. 7. zeigten sich üppige Rasen auf der Unter- und Oberseite der Kotyledonen von *Brassica oleracea*. Die übrigen Pflanzen erwiesen sich als immun.

Versuchsreihe XXIV.

Eingeleitet am 18. 7. 1916 mit Material von *Brassica oleracea* aus Reihe XXII.

Versuchspflanzen:

1. *Brassica oleracea* (Vatter, Bern), Kotyledonen.
2. *Lepidium latifolium* (Berlin), junge Pflanzen.
3. *Lepidium virginicum* (Berlin), junge Pflanzen.
4. *Barbaraea vulgaris* (Würzburg), Kotyledonen und Laubblätter.
5. *Erysimum repandum* (Tabor), junge Pflanzen.
6. *Arabis Halleri* (Hohenheim), Kotyledonen und Laubblätter.
7. *Turritis glabra* (Olmütz), Kotyledonen und Laubblätter.
8. *Neslea paniculata* (Marburg), junge Pflanzen.
9. *Camelina sativa* (Würzburg), junge Pflanzen.

Alle Töpfe, außer Nr. 1 (dieser im Treibhaus), wurden unter Glasglocken infiziert. — Am 24. 7. zeigte sich eine starke Infektion auf *Brassica oleracea*, die andern Pflanzen blieben gesund.

Versuchsreihe XXV.

Eingeleitet am 19. 7. 1916 mit Material von *Brassica oleracea* aus Reihe XXII.

Versuchspflanzen:

1. *Brassica oleracea* (Vatter, Bern), Kotyledonen.
2. *Berteroa incana* (Würzburg), Kotyledonen und Laubblätter.
3. *Cardamine pinnata* (Haage & Schmidt, Erfurt), verblühte Pflanzen.

4. *Camelina foetida* (Tabor), junge Pflanzen.
5. *Roripa islandica* (München), junge Pflanzen.
6. *Diplotaxis tenuifolia* (Bremen), Kotyledonen und Laubblätter.
7. *Hutchinsia alpina* (Haage & Schmidt, Erfurt), Kotyledonen und Laubblätter.
8. *Sisymbrium Sophia* (Haage & Schmidt, Erfurt), junge Pflanzen.
9. *Reseda luteola* (Haage & Schmidt, Erfurt), Kotyledonen und Laubblätter.

Alle diese Töpfe, außer Nr. 1 (dieser im Treibhaus), wurden unter Glasglocken infiziert. — Am 24. 7. zeigten sich die gewohnten Rasen auf der Unter- und Oberseite der Kotyledonen von *Brassica oleracea*. Die übrigen Pflanzen blieben gesund.

Versuchsreihe XXVI.

Eingeleitet am 21. 7. 1916 mit Material von *Brassica oleracea* aus Reihe XXIII.

Versuchspflanzen:

1. *Brassica oleracea* (Vatter, Bern), Kotyledonen.
2. *Alyssum maritimum* (Marburg), Kotyledonen und Laubblätter.
3. *Lunaria rediviva* (Würzburg), Kotyledonen.
4. *Bunias orientalis* (Berlin), Kotyledonen.
5. *Erysimum cheiranthoides* (Olmütz), junge Pflanzen.

Alle Töpfe, außer Nr. 1 (dieser im Treibhaus), wurden unter Glasglocken infiziert. — Am 25. 7. 1916 zeigte sich auf *Brassica oleracea* die gewohnte Infektion, die andern Pflanzen blieben gesund.

Zusammenfassung: 1. Die Formen auf *Brassica oleracea* und *Br. Rapa* sind morphologisch miteinander identisch.

2. Die *Peronospora* auf *Brassica oleracea* geht über auf *Br. Rapa* und *Br. Rapa* var. *campestris*. Über die Immunität von *Br. Napus*, *Br. nigra*, *Raphanus Raphanistrum*, *Raphanus sativus*, *Sinapis alba* und *Sinapis arvensis* in Bezug auf die *Peronospora* von *Brassica oleracea* geben die Versuche nicht genügende Auskunft, da wohl eine sichere Infektion nicht erzielt werden konnte, dafür aber mit größter Regelmäßigkeit auf den Kotyledonen punktförmige Verfärbungen eintraten.

3. Die Form auf *Brassica oleracea* geht nicht über auf *Alliaria officinalis*, *Alyssum calycinum*, *A. maritimum*, *Arabis alpina*, *A. arenosa*, *A. Halleri*, *A. hirsuta*, *A. Holboellii*, *A. Turrita*, *Barbaraea vulgaris*, *Berteroa incana*, *Biscutella laevigata*, *Bunias orientalis*, *Camelina foetida*, *C. sativa*, *Capsella Bursa pastoris*, *Cardamine*, *hirsuta*, *C. Impatiens*, *C. pentaphylla*, *C. pinnata*, *C. pratensis*, *Cheiranthus Cheiri*, *Chorispora tenella*, *Diplotaxis tenuifolia*, *Draba nemorosa* var. *leiocarpa*, *Eruca sativa*, *Erucastrum Pollichii*, *Erysimum cheiranthoides*, *E. repandum*, *Hutchinsia alpina*, *Lepidium campestre*, *L. latifolium*, *L. sativum*, *L. virginicum*, *Lunaria rediviva*, *Matthiola incana*, *Neslea paniculata*, *Reseda luteolea*, *Roripa palustris*, *Senebiera coronopus*, *Sisymbrium pannonicum*, *S. Sophia*

Stenophragma Thalianum und *Turritis glabra.* — Aus den übrigen Reihen geht in gleicher Weise hervor, daß *Brassica oleracea* immun ist gegen den Pilz von *Alliaria officinalis, Arabis alpina, A. hirsuta, A. Turrita, Capsella Bursa pastoris, Cardamine hirsuta, Cheiranthus Cheiri, Erucastrum Pollichii, Lepidium sativum, Lunaria rediviva, Raphanus Raphanistrum* (?), *Reseda luteola, Sinapis arvensis* (?), *Sisymbrium officinale, Thlaspi alpestre* und *Thl. perfoliatum.*

8. Die Form auf Bunias.

Untersuchtes Herbarmaterial:

Bunias orientalis L. Kasan, 1884, leg. Korsinsky, det. Jaczewsky (Herb. Jaczewsky).

Der Pilz findet sich in kleinen, lockern Rasen auf der Unterseite der Blätter. Die Conidienträger verlassen die Spaltöffnungen

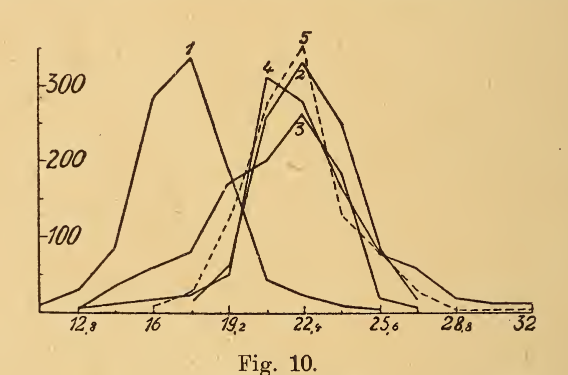


Fig. 10.

Kurve 1: Längenkurve der Conidien auf *Camelina microcarpa.*
Kurve 2: Längenkurve der Conidien auf *Camelina sativa.*
Kurve 3: Längenkurve der Conidien auf *Capsella Bursa pastoris.*
Kurve 4: Längenkurve der Conidien auf *Calepina irregularis.*
Kurve 5: Längenkurve der Conidien auf *Capsella Bursa pastoris.*
(200 Messungen aus dem Material von Sydow.)

in der Zahl bis zu 9, erreichen die durchschnittliche Höhe von 300—650 μ und gehören zum Typus der *Peronospora* auf *Capsella Bursa pastoris* (fig. 13). — Die Conidien sind meist ellipsoidisch, 16—32, meist 21—26 μ lang, 12—26, meist 19—23 μ breit. Mittelwert der Längenkurve (fig. 38, Kurve 4) 24,74 μ. Mittelwert der Breitenkurve (fig. 39, Kurve 4) 20,30 μ. Oosporen habe ich nicht gesehen.

Ebensowenig konnte ich Versuche mit Conidien dieser Form ausführen. Aus andern Versuchsreihen steht nur fest, daß *Bunias orientalis* immun ist gegen den Pilz auf *Brassica oleracea, Erucastrum Pollichii, Raphanus Raphanistrum, Sisymbrium officinale* und *Thlaspi alpestre.*

9. Die Form auf Calepina.

Untersuchtes Herbarmaterial:

Calepina irregularis (Asso) Thellung, als *Calepina corvini*, Ulcinj (Montenegro), 14. 4. 1903, leg. E. Bubák (Herb. Bubák).

Die Rasen bedecken in dichtem Verbande die Stengel, Blütenteile und die Unterseite der Blätter. Die Conidienträger verlassen die Spaltöffnungen meist einzeln oder zu 2 bis 3, erreichen durchschnittlich die Höhe von 300—700, meist 400—500 μ und gehören zum Typus der *Peronospora* auf *Sisymbrium orientale* (fig. 35). — Die Conidien fallen auf durch die große Konstanz in ihren Dimensionen. Sie sind 12—33, meist 19—24 μ lang, 9—24, meist 16—20 μ breit. Mittelwert der Längenkurve (fig. 10, Kurve 4) 22,46 μ. Mittelwert der Breitenkurve (fig. 11, Kurve 4) 18,74 μ. — Mittlerer Durchmesser der Oogone 35—60, meist 45—50 μ. Durchmesser der Oosporen 28—37, meist 33—35 μ.

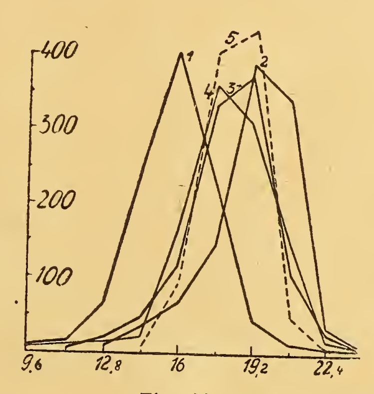


Fig. 11.

Kurve 1: Breitenkurve der Conidien auf *Camelina microcarpa*.
Kurve 2: Breitenkurve der Conidien auf *Camelina sativa*.
Kurve 3: Breitenkurve der Conidien auf *Capsella Bursa pastoris*.
Kurve 4: Breitenkurve der Conidien auf *Calepina irregularis*.
Kurve 5: Breitenkurve der Conidien auf *Capsella Bursa pastoris* (200 Messungen aus dem Material von Sydow.)

Infektionsversuche mit Conidien der Form auf *Calepina* habe ich nicht ausführen können. Ebensowenig fand die Pflanze in andern Versuchsreihen Verwendung.

10. Die Formen auf Camelina.

Untersuchtes Herbarmaterial:

1. *Camelina microcarpa* Andrzej. Hunneberg bei Forbach, 16. 5. 1912, leg. A. Ludwig (Herb. Sydow), O Kersauta (Algerien), 7. 5. 1916, leg. R. Maire (Champignons de l'Afrique du Nord 4191) und Itha, 17. 2. 1899, leg. J. E. Kabát (Kabát, fungi Bohemici 480).

2. *Camelina sativa* (L.) Crantz, Halle, 1864, leg. Julius Kühn (Rabenhorst, Fungi europaei No. 790 b) und Champs entre Agaren et Tourtemagne (Valais), 19. 7. 1909, leg. P. Cruchet (Herb. P. Cruchet).

Auf *Camelina microcarpa* sind die Rasen sehr dicht und bedecken die ganze Unterseite der Blätter. Die Conidienträger verlassen die Spaltöffnungen zu 6—8, erreichen durchschnittlich die Höhe von 300—400 μ und erinnern an den Typus der *Peronospora* auf *Sisymbrium orientale* (fig. 35). Nur ist die Krone sehr hoch gestielt, d. h. die Verzweigung beginnt erst spät. — Die



Fig. 12. Conidienträger der *Peronospora* auf *Camelina sativa*. (Vergr. 130.)

Conidien sind ellipsoidisch 11—26, meist 16—19 μ lang. 9—24, meist 14—17 μ breit. Mittelwert der Längenkurve (fig 10, Kurve 1) 17,57 μ, Mittelwert der Breitenkurve (fig. 11, Kurve 1) 15,98 μ. — Der mittlere Durchmesser der Oogone beträgt 44—72, meist 48—57 μ, derjenige der Oosporen 25—32, meist 27—29 μ. — Diese Beschreibung wurde nach dem Ludwig'schen Material angefertigt. Da nach einigen andern Materialien, z. B. auch demjenigen von Maire und von Kabát der Pilz mit der Form auf *Camelina sativa* übereinstimmt, habe ich in der vorläufigen Mitteilung die obgenannten Mittelwerte nicht publiziert. Ich füge sie

hier nun doch bei, allerdings mit der *reservatio mentis,* daß irgendwo eine Unstimmigkeit vorliegen muß, die ja allerdings auch nur darin bestehen könnte, daß das Ludwig'sche Material durchwegs junge Conidien enthielt, oder daß auf dem Etikett ein irriger Name angegeben wurde.

Auf *Camelina sativa* bildet der Pilz nicht sehr dichte Rasen, die in langen Flecken die Stengel, Blätter und Schoten bedecken. Die Conidienträger treten zu 2 oder 3 aus den Spaltöffnungen hervor und erreichen meist die Höhe von 250—300 μ. Ihre Form ist ersichtlich aus fig. 12; doch erwecken sie gewöhnlich einen massiveren Eindruck als meine Abbildung es darzustellen vermochte. — Die Conidien sind schwach ellipsoidisch, 17—28, meist 21—24 μ lang, 12—24, meist 18—21 μ breit. Der Mittelwert der Längenkurve (fig. 10, Kurve 2) beträgt 22,47 μ, derjenige der Breitenkurve (fig. 11, Kurve 2) 19,25 μ. — Die Dauersporen finden sich in den Stengeln massenhaft. Die Oogone waren in dem untersuchten Exemplar ellipsoidisch, in der Längsaxe 43—58, meist 51—54 μ messend. Die Oosporen sind rundlich; ihr Durchmesser beträgt 30—34 μ.

Zu Infektionsversuchen konnte ich leider keine Conidien auftreiben. Doch ergaben die übrigen Versuchsreihen, daß

1. *Camelina foetida* immun ist gegen den Pilz auf *Alliaria officinalis, Arabis hirsuta, Brassica oleracea, Capsella Bursa pastoris, Erucastrum Pollichii, Raphanus Raphanistrum, Sinapis arvensis* und *Sisymbrium officinale,*
2. *Camelina microcarpa* immun ist gegen die *Peronospora* auf *Capsella Bursa pastoris,*
3. *Camelina sativa* immun ist gegen den Pilz auf *Arabis hirsuta, Brassica oleracea, Capsella Bursa pastoris, Cheiranthus Cheiri, Raphanus Raphanistrum, Sinapis arvensis, Sisymbrium officinale* und *Thlaspi alpestre.*

II. Die Form auf Capsella.

Untersuchtes Herbarmaterial:

1. *Capsella Bursa pastoris* (L.) Mönch, Boden der ehemaligen Landesausstellung in Bern, 16. 6. 1915, leg. E. Gäumann (Herb. d. Bot. Inst. Bern).
2. *Capsella pauciflora* Koch, Cours du Château de Tarasp (Engadine), juin, juillet, leg. J. Muret (Herb. d. Bot. Inst. Bern).

Auf *Capsella Bursa pastoris* bildet die *Peronospora* dichte Rasen, die an Stengeln, Blättern und Blütenstielen allerhand Anschwellungen und Torsionen verursachen. (cf. Eberhardt 1904, p. 235 sqq.) Die Conidienträger verlassen die Spaltöffnungen meist zu zwei oder zu mehreren und erreichen durchschnittlich die Höhe von 250—400 μ. Ihre Verzweigungsart und die Form der Gabeln ist ersichtlich aus fig. 13. Während aber der abgebildete Conidienträger fast ausschließlich die Sigmaform aufweist, kommen oft auch Gabeln vor, bei denen der längere Ast nach innen statt nach außen gekrümmt ist und dadurch an die *Peronospora* auf *Sisymbrium offi-*

cinale (fig. 34) erinnert. — Die Conidien sind schwach ellipsoidisch, 12—35, meist 19—24 μ lang, 11—24, meist 16—21 μ breit. Der Mittelwert der Längenkurve (fig. 10, Kurve 3) beträgt 20,87 μ, derjenige der Breitenkurve (fig. 11, Kurve 3) 18,21 μ. — Die Dauersporen finden sich besonders häufig in gebräunten und zusammengerollten Blütenteilen. Der Durchmesser der Oogone beträgt 30—68, meist 46—55 μ, derjenige der Oosporen 27—32, meist 28—30 μ.

Die Form auf *Capsella pauciflora* fand ich zufällig im Pha-

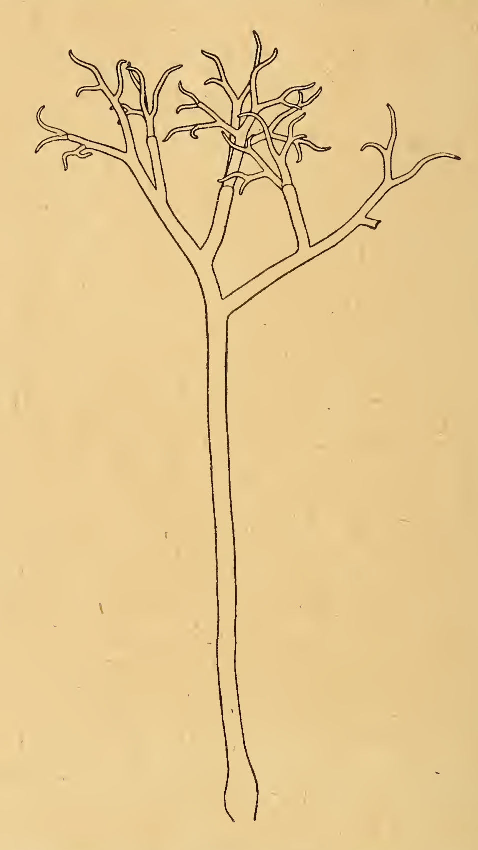


Fig. 13. Conidienträger der *Peronospora* auf *Capsella Bursa pastoris*. (Vergr. 130.)

nerogamenherbar des Bot. Inst. Bern. Da das betreffende Exemplar nicht des Pilzes, sondern des Wirtes wegen gesammelt worden war, so besaßen die Rasen eine entsprechend spärliche Ausdehnung. Die Conidienträger finden sich zerstreut auf der Unterseite der Blätter und ähneln dem Typus der *Peronospora* auf *Capsella Bursa pastoris* (fig. 13). — Conidien fand ich nur in geringer Anzahl. Ihre Länge betrug 24—26 μ. Es wäre also möglich, daß hier eine besondere Form vorliegt, sofern man nicht annehmen will,

daß ich zufällig besonders große Exemplare erwischt habe. Jedenfalls muß die Identitätsfrage hier noch offen bleiben.

Ähnliche Erwägungen führten mich dazu, an Hand des Conidienmaterials der Form auf *Capsella Bursa pastoris* die Genauigkeit der Mittelwertsberechnungen nachzuprüfen, um so ein Kriterium für spätere Schlüsse in die Hand zu bekommen. Ich wählte die Form auf *Capsella Bursa pastoris,* vor allem aus dem Grund, weil die Längenkurve ihrer Conidien (fig. 10, Kurve 3) sehr stark asymmetrisch ist, indem das Vorhandensein zahlreicher junger Conidien eine geringere Steilheit des linken Kurvenschenkels, also eine beträchtliche Verkleinerung des Mittelwertes, bewirkt, andererseits auch deshalb, weil das Material von *Capsella Bursa pastoris* seiner Häufigkeit wegen nicht besonders geschont zu werden brauchte.

Es wurden 200 Kontrollmessungen ausgeführt und zwar nach Conidien aus dem Exsikkat von Sydow, Phycom. et Protom. 67. Die erhaltenen Kurven wurden durch Multiplikation mit 5 den andern (Tausender) Kurven optisch vergleichbar gemacht und als Kurven 5 in die Figuren 10 und 11 eingetragen. Währenddem nun in fig. 11 die Breitenkurven (Nummer 3 und 5) miteinander auffällig genau übereinstimmen und auch die aus ihnen berechneten Mittelwerte von 18,21 μ für das von mir gesammelte Material und von 18,3 μ für das Sydow'sche keine allzugroße Differenz aufweisen und sich vielleicht noch stärker nähern würden, wenn 1000 Kontrollmessungen hätten ausgeführt werden können, ergibt es sich, daß für die linken Schenkel der Längenkurven (fig. 10, Kurven 3 und 5) eine eminente Abweichung besteht, indem das Sydow'sche Material wegen seines gleichmäßigen Reifezustandes fast eine Binomialkurve hervorruft, das meine dagegen infolge seiner ungleichmäßigen Reife eine äußerst starke Einseitigkeit verursacht. Die Mittelwerte von 21,9 μ für das Sydow'sche Material und von 20,87 μ für das meine beweisen diese Beeinflussung noch deutlicher und zeigen zugleich, wie sehr die zu Anfang dieser Arbeit erwähnten Fehlerquellen berücksichtigt werden müssen, auch wenn bei andern Kurven die Asymmetrie nicht einen solchen Grad erreicht wie bei dem hier zur augenfälligen Demonstration ausgewählten Beispiel der *Peronospora* auf *Capsella Bursa pastoris.* —

Zu Infektionsversuchen besaß ich nur die Form auf *Capsella Bursa pastoris,* dafür von dieser Conidienmaterial in beliebiger Menge.

Versuchsreihe XXVII.

Eingeleitet am 10. 4. 1916 mit Material von *Capsella Bursa pastoris* aus Gaicht bei Biel (Kt. Bern).

Versuchspflanzen:

1. *Capsella Bursa pastoris* (Haage & Schmidt, Erfurt), Kotyledonen.
2. *Barbaraea vulgaris* (Würzburg), junge Pflanzen.
3. *Sisymbrium pannonicum* (Berlin), Kotyledonen.
4. *Arabis Halleri* (Marburg), Kotyledonen.
5. *Lunaria biennis* (Berlin), Kotyledonen.
6. *Cheiranthus cheiri* (Vatter, Bern), Kotyledonen.

7. *Senebiera coronopus* (Marburg), Kotyledonen.
8. *Raphanus sativus* (Vatter, Bern), Kotyledonen.
9. *Barbaraea vulgaris* (Würzburg), Kotyledonen.
10. *Barbaraea vulgaris* (Würzburg), junge Pflanzen.
11. *Lepidium virginicum* (Berlin), Kotyledonen.
12. *Alyssum maritimum* (Marburg), Kotyledonen.
13. *Brassica oleracea* (Vatter, Bern), Kotyledonen.

Die Töpfe Nr. 1—5 wurden nach Verfahren 3 in Konidienschlamm, die Töpfe Nr. 6—13 im Treibhaus infiziert. — Am 17. 4. zeigten sich Konidienträger auf *Capsella Bursa pastoris*; die andern Pflanzen erwiesen sich als immun. Drei Tage später trat nun noch eine weitere Infektion zu Tage: Ich fand nämlich auf *Capsella Bursa pastoris* und *Sisymbrium pannonicum* weiße Pusteln von *Cystopus candidus*. Dies ist so zu erklären, daß das Ausgangsmaterial wie gewöhnlich von beiden Pilzen befallen war und ich nun durch das Abpinseln beiderlei Conidien in meine Infektionsflüssigkeit hineinbrachte. Die Bedingungen in dem Uhrglas waren nun auch für die Zoosporen von *Cystopus* günstig, so daß dann diese ungewollte Infektion eintrat. Dieser Versuch ist insofern lehrreich, als er eine Bestätigung und Ergänzung zu den Resultaten Eberhardts (1904, p. 235 sqq.) bildet und zeigt, daß bei genau derselben Behandlung auf denselben Wirtspflanzen *Cystopus candidus* einen weitern Wirtskreis besitzt, also weniger spezialisiert ist als *Peronospora parasitica*. — Den negativen Ergebnissen auf den Töpfen Nr. 2, 4 und 5 kommt in dieser Beziehung keine Beweiskraft zu, da ja die Infektion mit *Cystopus* gar nicht in meiner Absicht gelegen hatte.

Versuchsreihe XXVIII.

Eingeleitet am 5. 3. 1916 mit Material von *Capsella Bursa pastoris* aus der Umgegend von Weyermannshaus bei Bern.

1. *Capsella Bursa pastoris* (Haage & Schmidt, Erfurt), junge Pflanzen.
2. *Arabis Turrita* (Berlin), Kotyledonen und Laubblätter.
3. *Arabis alpina* (Olmütz), Kotyledonen und Laubblätter.
4. *Arabis hirsuta* (Marburg), Kotyledonen und Laubblätter.
5. *Arabis Holboellii* (Zürich), Kotyledonen und Laubblätter.
6. *Turritis glabra* (Olmütz), Kotyledonen und Laubblätter.
7. *Capsella Bursa pastoris* (Haage & Schmidt, Erfurt), junge Pflanzen.
8. *Cardamine hirsuta* (Zürich), Kotyledonen und Laubblätter.

Alle Pflanzen wurden unter Glasglocken infiziert. — Am 13. 5. zeigten sich auf der Unter- und Oberseite von *Capsella* Nr. 1 und 7 reichliche Conidienträgerrasen. Die übrigen Pflanzen blieben dauernd gesund.

Versuchsreihe XXIX.

Eingeleitet am 12. 5. 1916 mit Material von *Capsella Bursa pastoris* aus dem Brüggmoos bei Biel (Kt. Bern).

1. *Capsella Bursa pastoris* (Haage & Schmidt, Erfurt), junge Pflanzen.
2. *Lepidium ruderale* (Bremen), junge Pflanzen.

3. *Neslea paniculata* (Marburg), junge Pflanzen.
4. *Biscutella laevigata* (Hohenheim), junge Pflanzen.
5. *Erucastrum Pollichii* (Würzburg), Kotyledonen und Laubblätter.
6. *Sisymbrium Sophia* (Haage & Schmidt, Erfurt), junge Pflanzen.
7. *Lepidium virginicum* (Berlin), junge Pflanzen.
8. *Barbaraea vulgaris* (Würzburg), junge Pflanzen.
9. *Matthiola incana* (Bukarest), junge Pflanzen.
10. *Lepidium sativum* (Haage & Schmidt, Erfurt), krautige Exemplare.
11. *Capsella Bursa pastoris* (Haage & Schmidt, Erfurt), junge Pflanzen.

Alle Pflanzen wurden unter Glasglocken infiziert. — Am 19. 5. zeigten sich die gewohnten Rasen auf der Unterseite der Blätter von *Capsella* Nr. 1 und vereinzelte Träger auf Topf Nr. 11. Die übrigen Pflanzen blieben dauernd gesund.

Versuchsreihe XXX.

Eingeleitet am 24. 5. 1916 mit Material von *Capsella Bursa pastoris* von Nidau bei Biel.

Versuchspflanzen:

1. *Capsella Bursa pastoris* (Haage & Schmidt, Erfurt), junge Pflanzen.
2. *Stenophragma Thalianum* (Hohenheim), Kotyledonen und Laubblätter.
3. *Erysimum repandum* (Tabor), junge Pflanzen.
4. *Alyssum calycinum* (Marburg), Kotyledonen und Laubblätter.
5. *Lepidium latifolium* (Berlin), junge Pflanzen.
6. *Camelina microcarpa* (Tabor), Kotyledonen und Laubblätter.
7. *Camelina sativa* (Würzburg), junge Pflanzen.
8. *Camelina foetida* (Tabor), junge Pflanzen.

Alle Töpfe wurden unter Glasglocken infiziert. — Am 20. 5. fand ich massenhaft Conidienträgerrasen auf der Unterseite einiger Blätter von *Capsella Bursa pastoris*. *Stenophragma Thalianum* war unterdessen infolge der feuchten, warmen Luft in den Versuchshäuschen zugrunde gegangen. Die übrigen Pflanzen blieben dauernd gesund.

Versuchsreihe XXXI.

Eingeleitet am 24. 5. 1916 mit Material von *Capsella Bursa pastoris* von Nidau bei Biel.

Versuchspflanzen:

1. *Capsella Bursa pastoris* (Haage & Schmidt, Erfurt), junge Pflanzen.
2. *Sisymbrium officinale* (Haage & Schmidt, Erfurt), junge Pflanzen.
3. *Lunaria rediviva* (Marburg), Kotyledonen.
4. *Chorispora tenella* (Würzburg), junge Pflanzen.
5. *Thlaspi arvense* (München), Kotyledonen.
6. *Arabis arenosa* (Haage & Schmidt, Erfurt), Kotyledonen.
7. *Lepidium campestre* (München), krautige Exemplare.

Alle Pflanzen wurden unter Glasglocken infiziert. — Am 30. 5. zeigten sich die gewohnten Rasen auf *Capsella Bursa pastoris*. Die übrigen Pflanzen erwiesen sich als immun.

Versuchsreihe XXXII.

Eingeleitet am 30. 5. 1916 mit Material von *Capsella Bursa pastoris* aus dem Brüggmoos bei Biel.

Versuchspflanzen:

1. *Capsella Bursa pastoris* (Christiania), junge Pflanzen.
2. *Alliaria officinalis* (selbst gesammelt), Kotyledonen und Laubblätter.
3. *Berteroa incana* (Würzburg), Kotyledonen und Laubblätter.
4. *Cardamine Impatiens* (Zürich), Kotyledonen und Laubblätter.
5. *Cardamine pratensis* (siehe Anm. Reihe IV), junge Triebe.
6. *Iberis amara* (Haage & Schmidt, Erfurt), Kotyledonen.
7. *Draba nemorosa* var. *leiocarpa* (Lund), Kotyledonen und Laubblätter.
8. *Lepidium Draba* (Marburg), Kotyledonen.

Alle Pflanzen wurden unter Glasglocken infiziert. — Am 5. 6. begann sich auf *Capsella Bursa pastoris* eine Infektion bemerkbar zu machen durch das charakteristische kranke Aussehen und durch Hervortreten einzelner Träger auf der Unterseite der Blätter. Die übrigen Pflanzen blieben dauernd gesund.

Zusammenfassung der Resultate der Versuchsreihen XXVII—XXXII: Die *Peronospora* auf *Capsella Bursa pastoris* geht nur wieder über auf *Capsella Bursa pastoris,* nicht aber auf *Alliaria officinalis, Alyssum calycinum, A. maritimum, Arabis alpina, A. arenosa, A. Halleri, A. hirsuta, A. Holboellii, A. Turrita, Barbaraea vulgaris, Berteroa incana, Biscutella laevigata, Brassica oleracea, Camelina foetida, C. microcarpa, C. sativa, Cardamine hirsuta, C. Impatiens, C. pratensis, Cheiranthus Cheiri, Chorispora tenella, Draba nemorosa, Erucastrum Pollichii, Erysimum repandum, Iberis amara, Lepidium campestre, L. Draba, L. latifolium. L. ruderale, L. sativum, L. virginicum, Lunaria biennis, L. rediviva, Matthiola incana, Neslea paniculata, Raphanus sativus, Senebiera coronopus, Sisymbrium officinale, S. pannonicum, S. Sophia, Thlaspi arvense* und *Turritis glabra.* — Desgleichen ergaben die andern Versuchsreihen, daß *Capsella Bursa pastoris* immun ist gegen den Pilz auf *Alliaria officinalis, Arabis alpina, A. hirsuta, A. Turrita, Brassica oleracea, Cheiranthus Cheiri, Erucastrum Pollichii, Lepidium sativum, Lunaria rediviva, Raphanus Raphanistrum, Sinapis arvensis, Sisymbrium officinale* und *Thlaspi perfoliatum.*

12. Die Formen auf Cardamine.

Untersuchtes Herbarmaterial:

1. *Cardamine amara* L., Königstein, 23. 4. 1892, leg. W. Krieger (Fungi saxonici, 1844), und Wiesenbach im Riesengebirge, Juli 1869, leg. Gerhardt (Schneider, Herb. schles. Pilze 119).
2. *Cardamine bulbifera* (L.) Crantz, bei Stockholm, 25. 5. 1889, leg. L. Romell (L. Romell, Fungi exs. praes. scand. 197).
3. *Cardamine hirsuta* L., Pertuis du Soc sur Neuchâtel, Mai 1910, leg. Eug. Mayor (Herb. Mayor), und Berlin, Ende Juni . . . 6. leg. A. Braun (Herb. d. Bot. Mus. Berlin).

4. *Cardamine laciniata* Wood, Columbus, Ohio. 5. 5. 1903, leg. W. A. Kellermann (Kellermann, Ohio, Fungi 167) und Fayette, Jova, 14. 5. 1908 leg. G. W. Wilson (Guy West Wilson and Fred J. Seaver, Ascomycetes and lower Fungi 63).
5. *Dentaria macrophylla* Bge. var. *dasyloba Makino* Sapporo, Hokkaido, 11. 5. 1906, leg. M. Mirna (Herb. Sydow).
6. *Cardamine pinnata* (Lam.) RBr., Bois, pente nord du Suchet (Vaud), 6. 7. 1913, leg. Eug. Mayor (Herb. Mayor).
7. *Cardamine pratensis* L., 1874, leg. Staritz (Herb. d. Bot. Mus. Berlin) und Zabreck (Mähren), 16. 4. 1898, leg. Bubák (Herb. Bubák).

Auf diesen sieben Cardaminearten konnte ich 3 Formen der *Peronospora* unterscheiden, die ich um die Wirte *Cardamine laciniata, C. pinnata* und *Dentaria macrophylla* gruppiere.

Zur Form auf *Cardamine laciniata* scheint diejenige auf *C. bulbifera* zu gehören. Die Rasen auf der Unterseite der Blätter sind locker. Die Conidienträger verlassen die Spaltöffnungen einzeln, erreichen meist die Höhe von 150—300 μ und ähneln dem Typus der *Peronospora* auf *Sisymbrium officinale* (fig. 34). Nur sind die Gabeln länger. — Die Conidien sind ellipsoidisch, 12—28, meist 18—22 μ lang, 11—21, meist 14—18 μ breit. Der Mittelwert der Längenkurve (fig. 14, Kurve 2) beträgt 19,70 μ, derjenige der Breitenkurve (fig. 15, Kurve 2) 16,23 μ. — Oosporen habe ich nicht gesehen.

Mit der Form auf *Cardamine pinnata* stimmt die *Peronospora* auf der Großzahl der einheimischen Cardaminearten überein, als da sind *Card. amara, C. hirsuta* und *C. pratensis.* Die Rasen sind meist dicht und treten an der Unterseite der Blätter fleckenweise auf. Die Conidienträger verlassen die Spaltöffnungen zu 4 oder 5, erreichen die durchschnittliche Höhe von 300 μ und gehören zum Typus der *Peronospora* auf *Sisymbrium orientale* (fig. 35). — Die Conidien sind klein, ellipsoidisch, 11—23, meist 15—19 μ lang, 9—18, meist 11—14 μ breit. Mittelwert der Längenkurve (fig. 14, Kurve 1) 16,52 μ, Mittelwert der Breitenkurve (fig. 15, Kurve 1) 13,41 μ. — Die Dauersporen finden sich in den Blättern oft massenhaft. Durchmesser der Oogone 42—51 μ; Durchmesser der Oosporen meist 27—29 μ.

Als dritte Form erwähne ich die *Peronospora* auf *Dentaria macrophylla.* Die Rasen sind locker und finden sich fleckenweise auf der Unterseite der Blätter. Die Conidienträger verlassen die Spaltöffnungen meist zu 6 oder 7 und erreichen eine mittlere Höhe von 300—400 μ und gehören hauptsächlich zum Typus der *Peronospora* auf *Sisymbrium orientale* (fig. 35), zeigen aber hie und da Anklänge an die Form auf *Lunaria rediviva* (fig. 24). — Die Conidien sind ellipsoidisch, 16—29, meist 21—26 μ lang, 12—24, meist 18—21 μ breit. Mittelwert der Längenkurve (fig. 14, Kurve 3) 23,14 μ, Mittelwert der Breitenkurve (fig. 15, Kurve 3) 18,81 μ. — Oosporen habe ich nicht gesehen.

Zu biologischen Experimenten hatte ich die Conidien der *Peronospora* auf *Cardamine hirsuta* und *C. pinnata* zur Hand. Leider sind die Versuche mit der letzteren Art mißglückt.

Versuchsreihe XXXIII.

Eingeleitet am 30. 5. 1916 mit Material von *Cardamine hirsuta* vom Dach des Ökonomie-Gebäudes des Bot. Gartens Bern.

Versuchspflanzen:

1. *Cardamine hirsuta* (blühende Pflanzen aus dem Freien).[1]
2. *Chorispora tenella* (Würzburg), Kotyledonen.
3. *Neslea paniculata* (Marburg), Kotyledonen.

Alle Pflanzen wurden unter Glasglocken infiziert. — Am 5. 4. zeigte sich eine reichliche Infektion auf der Unter- und Oberseite der grundständigen Blätter von *Cardamine hirsuta*. Die übrigen Pflanzen blieben gesund.

Versuchsreihe XXXIV.

Eingeleitet am 1. 4. 1916 mit Material von *Cardamine hirsuta* aus Rebbergen bei Biel (Kt. Bern).

Versuchspflanzen:

1. *Cardamine hirsuta* (blühende Pflanzen aus dem Freien).[1]
2. *Sinapis alba* (Vatter, Bern), Kotyledonen.
3. *Brassica nigra* (Zürich), Kotyledonen.
4. *Brassica oleracea* (Vatter, Bern), Kotyledonen.

Alle Pflanzen, mit Ausnahme von Nr. 1 (diese unter einer Glasglocke) wurden im Treibhaus infiziert. — Am 8. 4. zeigten sich üppige Rasen an den grundständigen Blättern von *Cardamine hirsuta*. Die andern Pflanzen blieben dauernd gesund.

Man kann gegen diese zwei Versuchsreihen den Einwand erheben, daß in beiden Fällen die krank gewordene *Cardamine hirsuta* aus dem Freien stammte und daß daher die positiven Resultate nicht einwandfrei seien. Dies ist theoretisch richtig. Vom praktischen Standpunkt aus muß aber betont werden, daß die betreffenden Exemplare von einem Fundort herstammten, der auch in der Folgezeit nur gesunde Pflanzen aufwies. Ferner blieben die Kontrollindividuen, die ich in der Zahl von 8 zur Beobachtung heranzog, dauernd gesund, und auch die Inkubationszeit stimmt in beiden Versuchen mit den üblichen Erfahrungen überein. Ich möchte also beide Reihen als beweiskräftig anführen.

Versuchsreihe XXXV.

Eingeleitet am 20. 4. 1916 mit Material von *Cardamine hirsuta* aus Rebbergen bei Biel (Kt. Bern).

Versuchspflanzen:

1. *Cardamine hirsuta* (Zürich), Kotyledonen.
2. *Cardamine pinnata* (Haage & Schmidt, Erfurt), blühende Exemplare.

Beide Pflanzen wurden unter Glasglocken infiziert. — Am 27. 4. zeigten sich reichliche Rasen auf *Cardamine hirsuta*, während *C. pinnata* dauernd gesund blieb. Ich möchte jedoch diesem negativen Resultat nicht zu große Bedeutung beimessen, da möglicherweise eine Infektion ähnlich wie bei *Brassica* nur auf Kotyledonen erfolgen kann.

---

[1]) Die 4 Kontrollexemplare blieben dauernd gesund.

Zusammenfassung: 1. Die *Peronospora* auf den verschiedenen Arten der Gattung *Cardamine* zerfällt in mindestens 3 Gruppen, die deutlich voneinander geschieden sind durch die Größe der Conidien. Die Form ihrer Träger hingegen zeigt keine Eigentümlichkeiten.

2. Der Pilz auf *Cardamine hirsuta* befällt nur wieder *Cardamine*

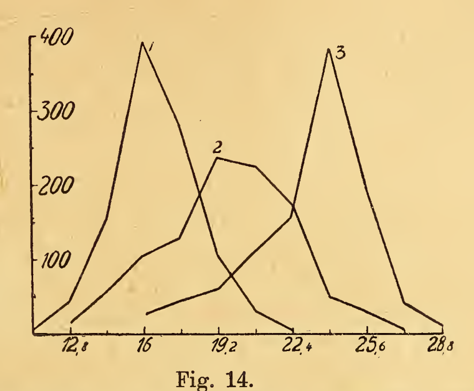


Fig. 14.

Kurve 1: Längenkurve der Conidien auf *Cardamine pinnata.*
Kurve 2: Längenkurve der Conidien auf *Cardamine laciniata.*
Kurve 3: Längenkurve der Conidien auf *Dentaria macrophylla.*

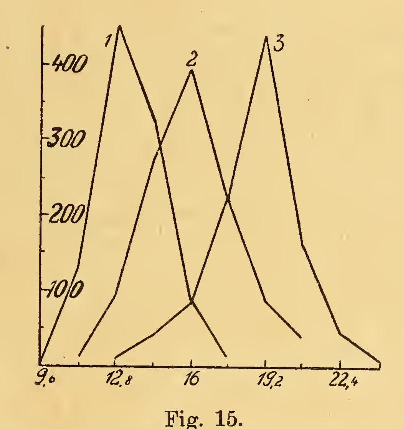


Fig. 15.

Kurve 1: Breitenkurve der Conidien auf *Cardamine pinnata.*
Kurve 2: Breitenkurve der Conidien auf *Cardamine laciniata.*
Kurve 3: Breitenkurve der Conidien auf *Dentaria macrophylla.*

hirsuta, nicht aber *Brassica oleracea, Br. nigra, Chorispora tenella, Neslea paniculata* und *Sinapis alba.* In gleicher Weise war *Cardamine hirsuta* in den übrigen Versuchsreihen nicht empfänglich für Conidien der *Peronospora* auf *Alliaria officinalis, Arabis alpina, A. hirsuta, A. Turrita, Brassica oleracea, Capsella Bursa pastoris,*

Cheiranthus Cheiri, Erucastrum Pollichii, Raphanus Raphanistrum, Sinapis arvensis, Sisymbrium officinale und *Thlaspi perfoliatum.*

3. *Cardamine Impatiens* ist immun gegen Conidien der *Peronospora* auf *Alliaria officinalis, Brassica oleracea, Capsella Bursa pastoris, Erucastrum Pollichii, Lunaria rediviva, Raphanus Raphanistrum, Reseda luteola* und *Sinapis arvensis.*

4. *Cardamine pentaphylla* (Scop.) RBr. ist immun gegen den Pilz von *Brassica oleracea, Cheiranthus Cheiri, Raphanus Raphanistrum, Sinapis arvensis* und *Sisymbrium officinale.*

5. *Cardamine pratensis* ist wahrscheinlich immun gegen den Pilz von *Alliaria officinalis, Brassica oleracea, Capsella Bursa pastoris* und *Raphanus Raphanistrum.*

13. Die Form auf Cheiranthus.

Untersuchtes Herbarmaterial:

Cheiranthus Cheiri L., Biel, 16. 6. 1915, leg. E. Gäumann (Herb. d. Bot. Inst. Bern).

Die Rasen bedecken als dichter Pelz die Stengel, Blütenteile und Blätter oft vollständig und rufen allerhand Deformationen hervor. (cf. Magnus 1894 p. (39) sqq. und Zimmermann 1908, p. 64.) Die Conidienträger verlassen die Spaltöffnungen in der Zahl bis zu acht, erreichen eine mittlere Höhe von 400—500 μ und sind in ihrer Form sehr variabel, zwischen derjenigen auf *Alliaria officinalis* (fig. 1) und der auf *Sisymbrium orientale* (fig. 35) schwankend. — Die Conidien sind ellipsoidisch, 16—31, meist 23—26 μ lang, 12—24, meist 16—21 μ breit. Mittelwert der Längenkurve (fig. 16, Kurve 3) 23,19 μ, Mittelwert der Breitenkurve (fig. 17, Kurve 3) 18,23 μ. — Oosporen habe ich nicht gesehen.

Biologische Experimente habe ich ebenfalls nur mit Conidien der *Peronospora* auf *Cheiranthus Cheiri* ausführen können.

Versuchsreihe XXXVI.

Eingeleitet am 12. 5. 1916 mit Material von *Cheiranthus Cheiri* aus dem Garten meiner Eltern in Biel (Kt. Bern).

Versuchspflanzen:

1. *Cheiranthus Cheiri* (Vatter, Bern), Kotyledonen.
2. *Arabis alpina* (Olmütz), Kotyledonen und Laubblätter.
3. *Arabis hirsuta* (Marburg), Kotyledonen.
4. *Arabis Holboellii* (Zürich), Kotyledonen und Laubblätter.
5. *Cardamine hirsuta* (Zürich), Kotyledonen und Laubblätter.
6. *Arabis Turrita* (Berlin), Kotyledonen und Laubblätter.
7. *Turritis glabra* (Olmütz), Kotyledonen und Laubblätter.
8. *Lepidium sativum* (Haage & Schmidt, Erfurt), krautige Pflanzen.
9. *Senebiera coronopus* (Marburg), junge Pflanzen.
10. *Lepidium campestre* (München), junge Pflanzen.

11. *Sisymbrium Sophia* (Berlin), junge Pflanzen.
12. *Erysimum repandum* (Tabor), Kotyledonen und Laubblätter.

Alle Pflanzen wurden unter Glasglocken infiziert. — Am 16. Mai zeigten sich lockere Conidienrasen auf der Unterseite der Kotyledonen von *Cheiranthus Cheiri*. Die übrigen Pflanzen blieben dauernd gesund.

Versuchsreihe XXXVII.

Eingeleitet am 17. 6. 1916 mit Material von *Cheiranthus Cheiri* aus dem Garten der Uhrenfabrik Seeland in Madretsch bei Biel.

Versuchspflanzen:

1. *Cheiranthus Cheiri* (Vatter, Bern), Kotyledonen.
2. *Capsella Bursa pastoris* (Haage & Schmidt, Erfurt), junge Pflanzen.
3. *Lepidium Draba* (Marburg), Kotyledonen.
4. *Sinapis arvensis* (Haage & Schmidt, Erfurt), Kotyledonen.
5. *Sinapis alba* (Vatter, Bern), Kotyledonen.
6. *Camelina sativa* (Würzburg), krautige Pflanzen.

Die Töpfe Nr. 4 und 5 wurden im Treibhaus, die übrigen unter Glasglocken infiziert. — Am 22. 6. zeigten sich leichte Rasen an der Unter- und Oberseite der Kotyledonen von *Cheiranthus Cheiri*. Die anderen Versuchspflanzen blieben dauernd gesund.

Versuchsreihe XXXVIII.

Eingeleitet am 21. 6. 1916 mit Material von *Cheiranthus Cheiri* vom selben Standort wie in der vorhergehenden Reihe.

Versuchspflanzen:

1. *Cheiranthus Cheiri* (Vatter, Bern), Kotyledonen.
2. *Alyssum calycinum* (Marburg), Kotyledonen und Laubblätter.
3. *Matthiola incana* (Bukarest), Kotyledonen und Laubblätter.
4. *Arabis alpina* (Haage & Schmidt, Erfurt), Kotyledonen und Laubblätter.
5. *Arabis Halleri* (Marburg), Kotyledonen und Laublätter.
6. *Brassica oleracea* (Vatter, Bern), Kotyledonen.
7. *Biscutella laevigata* (Hohenheim), junge Pflanzen.
8. *Chorispora tenella* (Würzburg), blühende Exemplare.

Alle Pflanzen, mit Ausnahme von *Brassica oleracea*, wurden unter Glasglocken infiziert. — Am 29. 6. zeigten sich üppige Rasen auf der Unterseite der Kotyledonen von *Cheiranthus Cheiri*. Die übrigen Pflanzen blieben dauernd gesund.

Versuchsreihe XXXIX.

Eingeleitet am 22. 6. 1916 mit Material von *Cheiranthus Cheiri* vom selben Standort wie die beiden vorangehenden Reihen.

Versuchspflanzen:

1. *Cheiranthus Cheiri* (Vatter, Bern), Kotyledonen und Laubblätter.
2. *Alliaria officinalis* (selbst gesammelt), Kotyledonen und Laubblätter.
3. *Cardamine pentaphylla* (Zürich), Kotyledonen.
4. *Alyssum calycinum* (Marburg), Kotyledonen und Laubblätter.
5. *Erucastrum Pollichii* (Würzburg), Kotyledonen und Laubblätter.

6. *Raphanus sativus* (Vatter, Bern), Kotyledonen.
7. *Stenophragma Thalianum* (Hohenheim), Kotyledonen und Laubblätter.

Alle Pflanzen wurden unter Glasglocken infiziert. — Am 29. 6. zeigten sich schwache Rasen auf der Unterseite der Kotyledonen von *Cheiranthus Cheiri*. Die übrigen Pflanzen blieben dauernd gesund.

Versuchsreihe XL.

Eingeleitet am 18. 7. 1916 mit Material von *Cheiranthus Cheiri* aus aus einem Garten in Bümpliz bei Bern.

Versuchspflanzen:

1. *Cheiranthus Cheiri* (Vatter, Bern), Kotyledonen.
2. *Diplotaxis tenuifolia* (Bremen), Kotyledonen und Laubblätter.
3. *Lepidium virginicum* (Berlin), junge Pflanzen.
4. *Lepidium latifolium* (Berlin), junge Pflanzen.
5. *Draba nemorosa* var. *leiocarpa* (Lund), Kotyledonen und Laubblätter.
6. *Lunaria rediviva* (Würzburg), Kotyledonen und Laubblätter.
7. *Cardamine pentaphylla* (Zürich), Kotyledonen.
8. *Alliaria officinalis* (selbst gesammelt), Kotyledonen.
9. *Biscutella laevigata* (Hohenheim), Kotyledonen und Laubblätter.
10. *Barbaraea vulgaris* (Würzburg) Kotyledonen und Laubblätter.
11. *Stenophragma Thalianum* (Hohenheim), Kotyledonen und Laubblätter.
12. *Raphanus sativus* (Vatter, Bern), Kotyledonen.
13. *Erucastrum Pollichii* (Zürich), Kotyledonen.

Die Töpfe Nr. 6 und 12 wurden im Treibhaus, alle übrigen unter Glasglocken infiziert. — Am 24. 7. zeigten sich vereinzelte Conidienträger auf der Unterseite der Kotyledonen von *Cheiranthus Cheiri*. Die anderen Pflanzen blieben gesund.

Zusammenfassung der Versuchsreihen XXXVI bis XL: Die *Peronospora* auf *Cheiranthus Cheiri* geht nur wieder über auf *Cheiranthus Cheiri*, nicht aber auf *Alliaria officinalis, Alyssum calycinum, Arabis alpina, A. Halleri, A. hirsuta, A. Holboellii, A. Turrita, Barbaraea vulgaris, Biscutella laevigata, Brassica oleracea, Cameline sativa, Capsella Bursa pastoris, Cardamine hirsuta, C. pentaphylla, Chorispora tenella, Diplotaxis tenuifolia, Draba nemorosa* var. *leiocarpa, Erucastrum Pollichii, Erysimum repandum, Lepidium campestre, L. Draba, L. latifolium, L. sativum, L. virginicum, Lunaria rediviva, Matthiola incana, Raphanus sativus, Senebiera coronopus, Sinapis alba, S. arvensis, Sisymbrium Sophia, Stenophragma Thalianum* und *Turritis glabra*. — In gleicher Weise geht aus den übrigen Versuchsreihen hervor, daß *Cheiranthus Cheiri* nicht empfänglich ist für Conidien der *Peronospora* auf *Alliaria officinalis, Arabis alpina, Brassica oleracea, Capsella Bursa pastoris, Erucastrum Pollichii, Lunaria rediviva, Raphanns Raphanistrum, Sinapis arvensis, Sisymbrium officinale* und *Thlaspi alpestre*.

14. Die Form auf Chorispora.

Untersuchtes Herbarmaterial:

Chorispora tenella DC., Nowotscherkask, 17. 4. 1911, leg. O. Tréboux (Herb Sydow).

Die Rasen sind locker und finden sich fleckenweise an der Unterseite der Blätter. Die Conidienträger erreichen eine mittlere

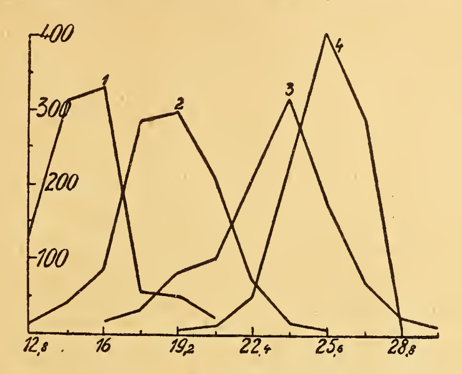


Fig. 16.

Kurve 1: Längenkurve der Conidien auf *Conringia orientalis*.
Kurve 2: Längenkurve der Conidien auf *Diplotaxis tenuifolia*.
Kurve 3: Längenkurve der Conidien auf *Cheiranthus Cheiri*.
Kurve 4: Längenkurve der Conidien auf *Chorispora tenella*.

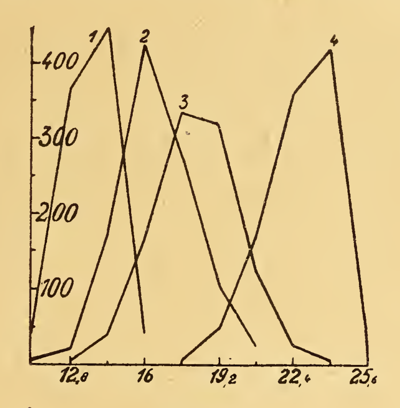


Fig. 17.

Kurve 1: Breitenkurve der Conidien auf *Conringia orientalis*.
Kurve 2: Breitenkurve der Conidien auf *Diplotaxis tenuifolia*.
Kurve 3: Breitenkurve der Conidien auf *Cheiranthus Cheiri*.
Kurve 4: Breitenkurve der Conidien auf *Chorispora tenella*.

Höhe von 300—400 μ und gehören zum Typus der *Peronospora* auf *Capsella Bursa pastoris* (fig. 13). Die Art des Heraustretens aus den Spaltöffnungen konnte ich nicht ermitteln. — Die Conidien

sind ellipsoidisch und differieren in der Größe sehr wenig von einander. Ihre Länge schwankt zwischen 19—29, meist 24—27 μ, ihre Breite zwischen 17—26, meist 21—24 μ. Der Mittelwert der Längenkurve (fig. 16, Kurve 4) beträgt 25,14 μ, derjenige der Breitenkurve (fig. 17, Kurve 4) 22,72 μ. — Ich habe das Material nicht auf Oosporen untersuchen können.

Zu Infektionszwecken standen mir ebenfalls keine frischen Conidien zur Verfügung. Die übrigen Reihen ergaben, daß *Chorispora tenella* immun ist gegen den Pilz von *Alliaria officinalis, Arabis hirsuta, Brassica oleracea, Capsella Bursa pastoris, Cardamine hirsuta, Cheiranthus Cheiri, Erucastrum Pollichii, Raphanus Raphanistrum, Sinapis arvensis, Sisymbrium officinale, Thlaspi alpestre* und *Thl. perfoliatum.*

15. Die Form auf Conringia.

Untersuchtes Herbarmaterial:

Conringia orientalis Dum., als *Erysimum perfoliatum*, Bot. Garten, Halle, Juli 1873, leg. G. Winter im Herb. d. Bot. Mus. Berlin.

Die Rasen sind dicht und bedecken die Unterseite der Blätter in großen Flecken. Die Conidienträger verlassen die Spaltöffnungen zu 2 oder 3, erreichen eine beträchtliche Höhe, im Mittel 500—600 μ und gehören zum Typus der *Peronospora* auf *Sisymbrium officinale* (fig. 34). — Die Conidien sind klein, schwach ellipsoidisch, 12—21, meist 14—16 μ lang, 11—16, meist 13—15 μ breit. Ich besaß nicht genügend Material, um die gewohnten 1000 Messungen auszuführen, sondern mußte mich auf deren 221 beschränken. Der Mittelwert für die Länge von 15,39 μ und derjenige für die Breite von 13,71 μ sind daher nicht so genau wie die übrigen. Die Längenkurve (fig. 16, Kurve 1) und die Breitenkurve (fig. 17, Kurve 1) wurden durch Umrechnung auf 1000 konstruiert. — Oosporen habe ich nicht gesehen.

16. Die Form auf Diplotaxis.

Untersuchtes Herbarmaterial:

Diplotaxis tenuifolia (L.) DC., Topcider, Juni 1901, leg. N. Rem (Herb. Sydow), Topcider, Juni 1904, leg. N. Ranojevic (Pilze Serbiens Nr. 29. 2) und Sitten, Pfingsten 1916, leg. E. Gäumann (Herb. d. Bot. Inst. Bern).

Die Rasen an der Unterseite der Blätter sind sehr locker. Die Conidienträger verlassen die Spaltöffnungen einzeln, erreichen meist eine Höhe von 300—400 μ und gehören ihrer Form nach zwischen die Typen der *Peronospora* auf *Turritis glabra* (fig. 43) und auf *Camelina sativa* (fig. 12), freilich mit etwas kürzern Gabeln. — Die Conidien sind ellipsoidisch, 12—26, meist 18—21 μ lang, 11—21, meist 15—19 μ breit. Mittelwert der Längenkurve (fig. 16, Kurve 2) 18,88 μ, Mittelwert der Breitenkurve (fig. 17, Kurve 2) 16,52 μ. — Oosporen habe ich nicht gesehen.

Meine Infektionsversuche mit Conidien der *Peronospora* auf *Diplotaxis tenuifolia* sind mißlungen, da das Material infolge des langen Transportes seine Keimfähigkeit verloren hatte. Die übrigen Versuchsreihen ergaben, daß *Diplotaxis tenuifolia* immun ist gegen den Pilz von *Alliaria officinalis, Arabis hirsuta, Brassica oleracea, Cheiranthus Cheiri, Erucastrum Pollichii, Lepidium sativum, Raphanus Raphanistrum, Sinapis arvensis, Sisymbrium officinale, Thlaspi alpestre* und *Thl. perfoliatum*.

17. Die Form auf Draba.

Untersuchtes Herbarmaterial:

1. *Draba caroliana* Walt. Manhatten, Riley Co., Kansas 10. 5. 1884, leg. W. A. Kellermann (Flora of Kansas, coll. by W. A. Kellermann 511) und Amez, Jowa 10. 5. 1881, leg. E. Bessey (ex Herb. J. C. Arthur im Herb. d. Bot. Inst. Bern).
2. *Draba nemorosa* var. *leiocarpa* L., Finnland, Karelien, Juni 1898, leg. J. J. Lindroth (Sydow, Phycom. et Protom. 215).

Auf *Draba caroliniana* finden sich die Rasen in sehr lockerem Verbande auf der Unterseite der Blätter. Die Conidienträger verlassen die Spaltöffnungen meist einzeln, erreichen durchschnittlich die Höhe von 300—400 μ und gehören zum Typus der *Peronospora* auf *Turritis glabra* (fig. 43). — Die Conidien sind klein, ellipsoidisch, 11—24, meist 16—21 μ lang, 9—21, meist 14—18 μ breit. Mittelwert der Längenkurve (fig. 18, Kurve 2) 17,64 μ; Mittelwert der Breitenkurve (fig. 19, Kurve 2) 15,81 μ. — Oosporen habe ich nicht gesehen.

Die *Peronospora* auf *Draba nemorosa* stimmt mit derjenigen auf *Draba caroliniana* in allen wesentlichen Merkmalen überein.

Biologische Experimente konnte ich wegen Mangel an Conidien nicht ausführen. Dagegen ergaben die übrigen Reihen, daß *Draba nemorosa* var. *leiocarpa* immun ist gegen den Pilz von *Alliaria officinalis, Arabis, hirsuta Brassica oleracea, Capsella Bursa pastoris, Cheiranthus Cheiri, Raphanus Raphanistrum, Sinapis arvensis, Sisymbrium officinale, Thlaspi alpestre* und *Thl. perfoliatum*.

18. Die Form auf Erophila.

Untersuchtes Herbarmaterial:

Erophila verna (L.) E. Mey. Perreux près Boudry, 15. 4. 1914, leg. Eug. Mayor (Herb. Mayor).

Die Rasen sind sehr dicht und bedecken die Unterseite der Blätter oft vollständig. Die Conidienträger verlassen die Spaltöffnungen zu 1—6, sind schlank, erreichen eine mittlere Höhe von 400 μ und gehören zum Typus der *Peronospora* auf *Turritis glabra* (fig. 43). — Die Conidien sind sehr klein, 11—21, meist 13—16 μ lang, 8—18, meist 11—14 μ breit. Mittelwert der Längenkurve (fig. 18, Kurve 1) 15,17 μ; Mittelwert der Breitenkurve (fig. 19, Kurve 1) 13,11 μ. — Oosporen habe ich nicht gesehen.

Infektionsversuche mit Conidien der *Peronospora* auf *Erophila verna* habe ich nicht ausgeführt. Aus andern Reihen steht nur fest, daß *Erophila* immun ist gegen den Pilz von *Lepidium sativum*.

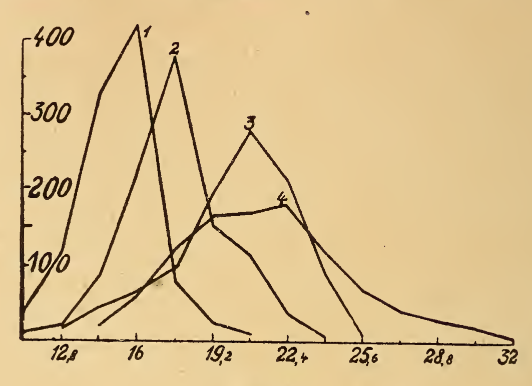


Fig. 18.

Kurve 1: Längenkurve der Conidien auf *Erophila verna*.
Kurve 2: Längenkurve der Conidien auf *Draba caroliniana*.
Kurve 3: Längenkurve der Conidien auf *Erysimum cheiranthoides*.
Kurve 4: Längenkurve der Conidien auf *Erucastrum Pollichii*.

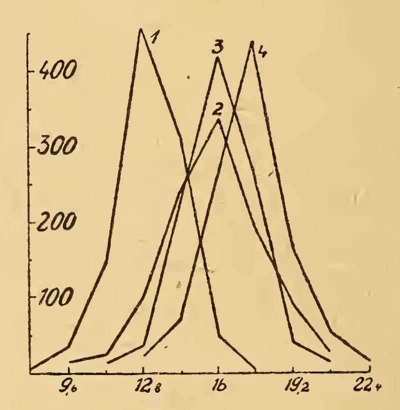


Fig. 19.

Kurve 1: Breitenkurve der Conidien auf *Erophila verna*.
Kurve 2: Breitenkurve der Conidien auf *Draba caroliniana*.
Kurve 3: Breitenkurve der Conidien auf *Erysimum cheiranthoides*.
Kurve 4: Breitenkurve der Conidien auf *Erucastrum Pollichii*.

19. Die Form auf Erucastrum.

Untersuchtes Herbarmaterial:

Erucastrum Pollichii Sch. u. Sp. Sutz bei Biel (Ct. Bern), 6. 6. 1915, leg. E. Gäumann (Herb. Bot. Inst. Bern).

Die Rasen finden sich in lockerem Verbande fleckenweise an der Unterseite der Blätter. Die Conidienträger verlassen die

Spaltöffnungen zu 2 oder 3, erreichen durchschnittlich die Höhe von 300 μ und gehören zum Typus der *Peronospora* auf *Sisymbrium officinale* (fig. 34); nur sind die Gabeln länger und gleichmäßiger geschwungen. — Die Conidien sind ellipsoidisch und von mehr variabler Größe, 14—32, meist 17—24 μ lang, 12—23, meist 16—19 μ breit. Mittelwert der Längenkurve (fig. 12, Kurve 4) 21,70 μ, Mittelwert der Breitenkurve (fig. 19, Kurve 4) 17,23 μ. — Oosporen habe ich nicht gesehen.

Zu Infektionsversuchen stand mir ziemlich reiches Material zur Verfügung.

Versuchsreihe XLI.

Eingeleitet am 10. 5. 1916 mit Material von *Erucastrum Pollichii*, gesammelt an der Straße von Yverdon nach Chamblon (Ct. Waadt).

Versuchspflanzen:

1. *Erucastrum Pollichii* (Würzburg), Kotyledonen und Laubblätter.
2. *Cardamine hirsuta* (Zürich), Kotyledonen und Laubblätter.
3. *Bunias orientalis* (Berlin), Kotyledonen.

Alle Pflanzen wurden unter Glasglocken infiziert. Am 17. 5. zeigten sich spärliche Rasen an der Unterseite der Kotyledonen von *Erucastrum*. Die beiden übrigen Pflanzen blieben dauernd gesund.

Versuchsreihe XLII.

Eingeleitet am 19. 6. 1916 mit Material von *Erucastrum Pollichii* aus Köniz bei Bern.

Versuchspflanzen:

1. *Erucastrum Pollichii* (Zürich), Kotyledonen.
2. *Alliaria officinalis* (selbst gesammelt), Kotyledonen.
3. *Brassica oleracea* (Vatter, Bern), Kotyledonen.
4. *Neslea paniculata* (Marburg), junge Pflanzen.
5. *Diplotaxis tenuifolia* (Bremen), Kotyledonen und Laubblätter.
6. *Cheiranthus Cheiri* (Vatter, Bern), Kotyledonen.
7. *Alyssum calycinum* (Marburg), Kotyledonen und Laubblätter.
8. *Alyssum maritimum* (Marburg), Kotyledonen und Laubblätter.
9. *Matthiola incana* (Bukarest), Kotyledonen und Laubblätter.
10. *Stenophragma Thalianum* (Hohenheim), Kotyledonen und Laubblätter.
11. *Turritis glabra* (Olmütz), Kotyledonen und Laubblätter.

Die Töpfe Nr. 3 und 6 wurden im Treibhaus, die übrigen unter Glasglocken infiziert. — Am 24. 7. zeigten sich vereinzelte Conidienträger auf der Unterseite der Kotyledonen von *Erucastrum*. Die andern Pflanzen blieben dauernd gesund.

Versuchsreihe XLIII.

Eingeleitet am 20. 7. 1916 mit demselben Material von *Erucastrum Pollichii* wie die vorhergehende Reihe.

Versuchspflanzen:

1. *Erucastrum Pollichii* (Zürich), Kotyledonen und Laubblätter.
2. *Arabis alpina* (Haage & Schmidt, Erfurt), Kotyledonen und Laubblätter.

3. *Cardamine Impatiens* (Zürich), Kotyledonen und Laubblätter.
4. *Chorispora tenella* (Würzburg), blühende Exemplare.
5. *Capsella Bursa pastoris* (Haage & Schmidt, Erfurt), junge Pflanzen.
6. *Camelina foetida* (Tabor), junge Pflanzen.
7. *Arabis arenosa* (Zürich), Kotyledonen und Laubblätter.
8. *Hutchinsia alpina* (Haage & Schmidt, Erfurt), Kotyledonen und Laubblätter.
9. *Iberis amara* (Haage & Schmidt, Erfurt), Kotyledonen.
10. *Raphanus Raphanistrum* (Marburg), Kotyledonen.
11. *Senebiera Coronopus* (Marburg), krautige Exemplare.
12. *Sinapis alba* (Vatter, Bern), Kotyledonen.

Die Töpfe Nr. 9 und 12 wurden im Treibhaus, alle übrigen unter Glasglocken infiziert. — Am 25. 7. machten sich vereinzelte Conidienträger auf der Unterseite der Kotyledonen von *Erucastrum* bemerkbar. Die andern Pflanzen blieben dauernd gesund.

Versuchsreihe XLIV.

Eingeleitet am 21. 7. 1916 mit demselben Material von *Erucastrum Pollichii* wie die beiden vorhergehenden Reihen.

Versuchspflanzen:

1. *Erucastrum Pollichii* (Zürich), Kotyledonen.
2. *Lunaria rediviva* (Würzburg), Kotyledonen.
3. *Sinapis arvensis* (Haage & Schmidt, Erfurt), Kotyledonen.
4. *Raphanus sativus* (Vatter, Bern), Kotyledonen.
5. *Lepidium sativum* (Haage & Schmidt, Erfurt), krautige Exemplare.
6. *Lepidium virginicum* (Berlin), blühende Pflanzen.

Die Töpfe Nr. 3 und 4 wurden im Treibhaus, die übrigen unter Glasglocken infiziert. — Am 26. 7. zeigten sich vereinzelte Conidienträger auf der Unterseite der Kotyledonen von *Erucastrum.* Die übrigen Pflanzen blieben dauernd gesund.

Versuchsreihe XLV.

Eingeleitet am 25. 7. 1916 mit Material von *Erucastrum Pollichii* aus Zollikofen bei Bern.

Versuchspflanzen:

1. *Erucastrum Pollichii* (Zürich), Kotyledonen.
2. *Erysimum cheiranthoides* (Olmütz), junge Pflanzen.
3. *Lepidium latifolium* (Berlin), junge Pflanzen.
4. *Arabis Holboellii* (Zürich), Kotyledonen und Laubblätter.
5. *Barbaraea vulgaris* (Würzburg), Kotyledonen und Laubblätter.
6. *Arabis hirsuta* (Lund), Kotyledonen und Laubblätter.
7. *Arabis Turrita* (Berlin), Kotyledonen und Laubblätter.

Alle Pflanzen wurden unter Glasglocken infiziert. — Am 1. 8. zeigten sich einige wenige Conidienträger auf der Unterseite der Kotyledonen von *Erucastrum.* Die übrigen Pflanzen blieben dauernd gesund.

Zusammenfassung der Versuchsreihen XLI—XLV: Der Pilz von *Erucastrum Pollichii* geht nur wieder über auf *Erucastrum*

Pollichii, nicht aber auf *Alliaria officinalis, Alyssum calycinum, A. maritimum, Arabis alpina, A. arenosa, A. hirsuta, A. Holboelli, A. Turrita, Barbaraea vulgaris, Brassica oleracea, Bunias orientalis, Camelina foetida, Capsella Bursa pastoris, Cardamine hirsuta, C. Impatiens, Cheiranthus Cheiri, Chorispora tenella, Diplotaxis tenuifolia, Erysimum cheiranthoides, Hutchinsia alpina, Iberis amara, Lepidium latifolium, L. sativum, L. virginicum, Lunaria rediviva, Matthiola incana, Neslea paniculata, Raphanus Raphanistrum, R. sativus, Senebiera coronopus, Sinapis alba, S. arvensis, Stenophragma Thalianum* und *Turritis glabra.* — In gleicher Weise geht aus den übrigen Versuchsreihen hervor, daß *Erucastrum Pollichii* immun ist gegen den Pilz von *Arabis hirsuta, Brassica oleracea, Capsella Bursa pastoris, Cheiranthus Cheiri, Raphanus Raphanistrum, Sinapis arvensis, Sisymbrium officinale, Thlaspi alpestre* und *Thl. perfoliatum.*

20. Die Form auf Erysimum.

Untersuchtes Herbarmaterial:

1. *Erysimum cheiranthoides* L., Sommerfeld (Nieder-Lausitz) 15. 7. 1910, leg. H. Diedicke (Herb. d. Bot. Mus. Berlin).
2. *Erysimum crepidifolium* Reichb., Ingelheim, April 1902, leg. Geisenheyner, (Herb. d. Bot. Mus. Berlin), Checchelsby vrsck (? Böhmen) 21. 4. 1900, leg. Fr. Bubák (Herb. Bubák) und Itledieb und Veltras, 17. 5. 1900, leg. J. E. Kabát (Kabát, fungi Bohemici. 583).
3. *Erysimum hieracifolium* L., Königstein, 26. 6. 1897, leg. W. Krieger (fungi Saxonici, 1278).
4. *Erysimum repandum* L., Teplitz, Sommer 1873, leg. de Thümen (de Thümen, fungi austriaci 1135).

Auf *Erysimum cheiranthoides* ist der Rasen sehr dicht und ruft an den Zweigen und Blättern *Cheiranthus* ähnliche Deformationen hervor. Die Conidienträger verlassen die Spaltöffnungen in der Zahl bis zu 8, erreichen durchschnittlich die Höhe von 300—600 μ und gehören zum Typus der *Peronospora* auf *Turritis glabra* (fig. 43) und *Camelina sativa* (fig. 12); nur sind die Bäumchen dicker, massiger und die Endgabeln besitzen eine geringere Länge. — Die Conidien sind lang ellipsoidisch, 12—26, meist 19—22 μ lang, 11—21, meist 14—18 μ breit. Mittelwert der Längenkurve (fig. 18, Kurve 3) 20,18 μ; Mittelwert der Breitenkurve (fig. 19, Kurve 3) 16,10 μ. — Die Oogone erreichen einen mittleren Durchmesser von 35—44, meist 37—38 μ, die Oosporen einen solchen von 29—32 μ. Letztere zeichneten sich durch die große Konstanz ihrer Dimensionen aus.

Mit dieser Form auf *Erysimum cheiranthoides* scheint in allen wesentlichen Merkmalen überein zu stimmen die *Peronospora* auf *E. crepidifolium, E. hieracifolium,* und *E. repandum.*

Infektionsversuche mit Conidien der *Peronospora* auf den besprochenen Erysimumarten konnte ich nicht ausführen. Dagegen ergaben die übrigen Reihen, daß *E. cheiranthoides* immun ist gegen den Pilz von *Arabis hirsuta, Brassica oleracea, Erucastrum Pollichii,*

Raphanus Raphanistrum, Sinapis arvensis, Sisymbrium officinale und *Thlaspi perfoliatum*, und daß in gleicher Weise *E. repandum* nicht empfänglich ist für den Pilz von *Alliaria officinalis, Arabis alpina, A. hirsuta, Brassica oleracea, Capsella Bursa pastoris, Cheiranthus Cheiri, Lunaria rediviva, Raphanus Raphanistrum, Sinapis arvensis* und *Sisymbrium officinale*.

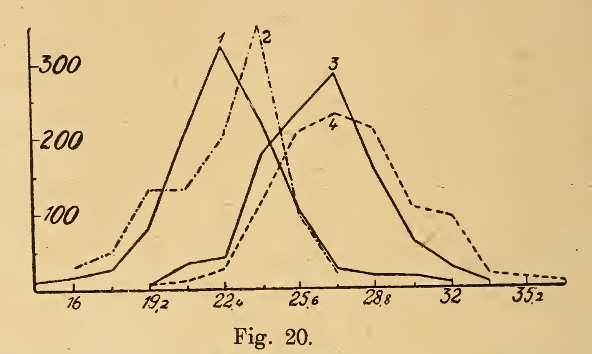


Fig. 20.

Kurve 1: Längenkurve der Conidien auf *Isatis tinctoria.*
Kurve 2: Längenkurve der Conidien auf *Lepidium sativum.*
Kurve 3: Längenkurve der Conidien auf *Hesperis matronalis.*
Kurve 4: Längenkurve der Conidien auf *Lepidium virginicum.*

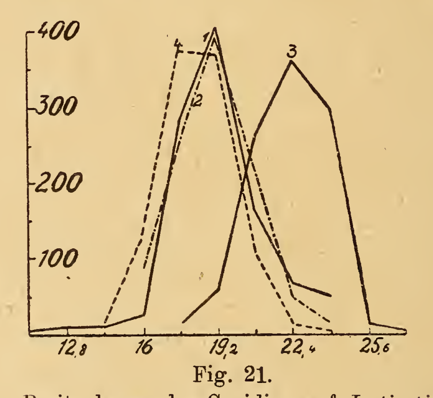


Fig. 21.

Kurve 1: Breitenkurve der Conidien auf *Isatis tinctoria.*
Kurve 2: Breitenkurve der Conidien auf *Lepidium sativum.*
Kurve 3: Breitenkurve der Conidien auf *Hesperis matronalis.*
Kurve 4: Breitenkurve der Conidien auf *Lepidium virginicum.*

21. Die Form auf Hesperis.

Untersuchtes Herbarmaterial:

Hesperis matronalis L., Triglitz, 12. 6. 1897, leg. Otto Jaap (Flora d. Prov. Brandenburg, 259) und Upland (Schweden), Juli 1909, det. G. Lagerheim (Herb. d. Bot. Mus. Berlin).

Die Rasen sind sehr locker und bedecken fleckenweise die Unterseite der Blätter. Die Conidienträger verlassen die Spaltöffnungen miteinander bis zu 6, erreichen die mittlere Höhe von 200—250 μ und gehören zum Typus der *Peronospora* auf *Capsella Bursa pastoris* (fig. 13); nur ist der Stamm dicker, gedrungener. — Die Conidien sind groß, 19—34, meist 24—28 μ lang, 17—28, meist 21—24 μ breit. Mittelwert der Längenkurve (fig. 20, Kurve 3) 26,41 μ, Mittelwert der Breitenkurve (fig. 21, Kurve 3) 22,28 μ. — Oosporen habe ich nicht gesehen.

Biologische Experimente mit Conidien der *Peronospora* auf *Hesperis* habe ich nicht ausführen können. Aus andern Reihen geht nur hervor, daß *Hesperis matronalis* immun ist gegen den Pilz von *Reseda luteola*.

22. Die Form auf Isatis.

Untersuchtes Herbarmaterial:

Isatis tinctoria L., Steinbrüche bei Chamblon (Waadt), 7. 6. 1916, leg. E. Gäumann (Herb. d. Bot. Inst. Bern).

Die Rasen sind dicht und finden sich in kleinen Flecken auf der Unterseite der Blätter. Die Conidienträger verlassen die



Fig. 22.
Conidienträger der *Peronospora* auf *Isatis tinctoria* (Vergr. 130).

Spaltöffnungen zu 1—4 und erreichen durchschnittlich die Höhe von 200—250 μ. Ihre Form ist ersichtlich aus fig. 22. — Die Conidien sind ellipsoidisch, 14—32, meist 21—26 μ lang und 11—24, meist 17—21 μ breit. Mittelwert der Längenkurve (fig. 20, Kurve 1) 22,45 μ, Mittelwert der Breitenkurve (fig. 21, Kurve 1) 19,33 μ. Oosporen habe ich nicht gesehen.

Zwei Infektionsreihen lieferten keine positiven Ergebnisse, da ich keine Keimlinge von *Isatis* zur Hand hatte und dieser Pilz wahrscheinlich ebenfalls spezialisiert ist.

23. Die Formen auf Lepidium.

Untersuchtes Herbarmaterial:

1. *Lepidium campestre* (L) R. Br., Liegnitz (Siegeshöhe), Pfingsten 1874, leg. Gerhardt (Herb. G. Winter im Herb. d. Bot. Mus. Berlin), und Torfboden westl. Yverdon (Waadt), 7. 6. 1916, leg. E. Gäumann (Herb. d. Bot. Inst. Bern).
2. *Lepidium Draba* L., Bei Laun (Böhmen), 6. 5. 1900, leg. Fr. Bubák (Sydow, Phycom. et Protom. 107) und Montagny sur Yverdon (Vaud), 10. 5. 1915, leg. Eug. Mayor (Herb. Mayor).
3. *Lepidium latifolium* L., Nowotscherkassk, 10. 5. 1911, leg. O. Treboux. (Herb. Sydow). Nur ganz wenige Conidien.
4. *Lepidium ruderale* L., Liegnitz, Anfang Mai 1870, leg. Gerhardt und Ingelheim (Rheingau), 23. 4. 1874, leg. G. Körnicke (beide aus d. Herb. d. Bot. Mus. Berlin).
5. *Lepidium sativum* L., Bot. Garten Bern, 15. 6. 1915, leg. E. Gäumann (Herb. d. Bot. Inst. Bern).
6. *Lepidium virginicum* A., Lexington, Kentucky, Mai 1882, leg. W. A. Kellermann, (Rabh.-Winter, fungi europaei 2970).

Auf diesen 6 *Lepidium*-Wirten vermochte ich 2 Formen der *Peronospora parasitica* zu unterscheiden; als Beispiele für diese

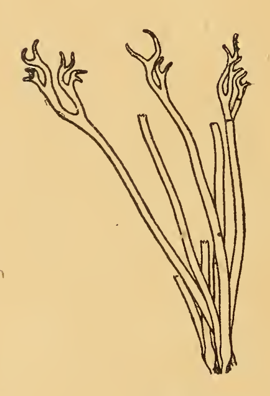


Fig. 23.
Conidienträger der *Peronospora* auf *Lepidium virginicum* (Vergr. 130).

beiden sollen diejenige auf *Lepidium sativum* und die auf *L. virginicum* dienen. Zu ersterer gehören die Wirte 1—5, während *Lepidium virginicum* isoliert dasteht und größere Anklänge an *Senebiera pinnatifida* zeigt.

Auf *Lepidium sativum* bildet der Pilz ziemlich dichte Rasen und findet sich besonders häufig auf Blättern, Stengeln und Zweigen nahe der Blütenregion. Die Conidienträger verlassen die Spaltöffnungen zu 1—6, meist zu 3—4, erreichen durchschnittlich eine Höhe von 300—500 μ und gehören zum Typus der *Peronospora* auf *Sisymbrium orientale* (fig. 35). — Die Conidien sind rundlich,

16—28, meist 19—26 μ lang, 16—24, meist 18—21 μ breit. Mittelwert der Längenkurve (fig. 20, Kurve 2) 22,34 μ. Mittelwert der Breitenkurve (fig. 21, Kurve 2) 19,18 μ. — Mittlerer Durchmesser der Oogone 40—53, meist 46—50 μ der Oosporen 29—41, meist 32—35 μ.

Auf *Lepidium virginicum* bildet der Pilz dichte Rasen und findet sich fleckenweise auf der Unterseite der Blätter. Die Conidienträger verlassen die Spaltöffnungen meist zu 7—9 und erreichen eine durchschnittliche Höhe von 200 μ. Ihre Form ist ersichtlich aus fig. 23. — Die Conidien sind lang ellipsoidisch, 19—37, meist 24—30 μ lang und 14—24, meist 16—21 μ breit. Mittelwert der Längenkurve (fig. 20, Kurve 4) 27,52 μ; Mittelwert der Breitenkurve (fig. 21, Kurve 4) 18,35 μ. — Der Durchmesser der Oogone beträgt 40—52, meist 48 μ, derjenige der Oosporen 25—42, meist 32 μ.

Zu biologischen Experimenten standen mir Conidien der *Peronospora* auf *Lepidium sativum* und auf *L. campestre* zur Verfügung. Die Versuche waren aber von einem eigentümlichen Mißgeschick begleitet. Als ich zufällig die *Peronospora* auf *Lep. campestre* gefunden hatte, besaß ich ebenso zufällig keine Keimlinge dieser Wirtspflanze, mit der ich sonst den ganzen Sommer über arbeitete. In gleicher Weise mißlangen im Jahr 1915 zwei Infektionsreihen, die das biologische Verhalten der Form auf *Lep. sativum* gegenüber den andern *Lepidium*-Arten zeigen sollten, und zwar aus dem Grunde, weil ich die Reihen im Treibhaus, statt, wie 2 andere, unter Glasglocken eingeleitet hatte. Es bleibt mir also nur übrig, diese beiden letzten Reihen zu reproduzieren, da sich merkwürdigerweise im Sommer 1916 die *Peronospora* auf demselben *Lepidium*-Beet wie 1915 nicht mehr zeigte, währenddem *Cystopus candidus* mit gewohnter Üppigkeit auftrat.

Versuchsreihe XLVI.

Eingeleitet am 13. 7. 1915 mit Material von *Lepidium sativum* aus einem Beet des Bot. Gartens Bern.

1. *Lepidium sativum* (München), krautige Pflanzen.
2. *Capsella Bursa pastoris* (Leyden), junge Pflanzen.
3. *Alliaria officinalis* (Bremen), Kotyledonen und Laubblätter.
4. *Sisymbrium officinale* (Haage & Schmidt, Erfurt), junge Pflanzen.
5. *Lepidium sativum* (Haage & Schmidt, Erfurt), krautige Pflanzen.

Alle Töpfe wurden unter Glasglocken infiziert. — Am 17. 7. waren die *Lepidium*-Pflanzen Nr. 1 und 5 über und über mit Conidienrasen bedeckt und gingen infolgedessen bald zu Grunde. Die übrigen 3 Versuchspflanzen blieben dauernd gesund.

Versuchsreihe XLVII.

Eingeleitet am 14. 7. 1915 mit demselben Material von *Lepidium sativum* wie die vorhergehende Reihe.

Versuchspflanzen:

1. *Lepidium sativum* (München), krautige Pflanzen.

2. *Brassica oleracea* (Vatter, Bern), Kotyledonen.
3. *Sisymbrium officinale* (Haage & Schmidt, Erfurt), junge Pflanzen.
4. *Brassica Rapa* (Vatter, Bern), Kotyledonen.
5. *Capsella Bursa pastoris* (Leyden), junge Pflanzen.
6. *Thlaspi arvense* (Bremen), junge Pflanzen.
7. *Erophila verna* (Leyden), junge Pflanzen.
8. *Diplotaxis tenuifolia* (Bremen), junge Pflanzen.
9. *Cheiranthus Cheiri* (Haage & Schmidt, Erfurt), Kotyledonen und Laubblätter.

Die Töpfe Nr. 2 und 4 wurden im Treibhaus, die übrigen unter Glasglocken infiziert. — Am 19. 7. zeigten sich reiche Rasen auf *Lepidium sativum*, die nach und nach zu Grunde gingen. Die übrigen Pflanzen blieben dauernd gesund.

Zusammenfassung: 1. Die *Peronospora* auf den 6 untersuchten *Lepidium*-Arten scheidet sich morphologisch in 2 Gruppen; zu der einen gehört der Pilz auf *Lep. campestre, Lep. latifolium* (?), *Lep. Draba, Lep. ruderale* und *Lep. sativum;* die andere wird vertreten durch den Pilz auf *Lep. virginicum.*

2. Die *Peronospora* auf *Lepidium sativum* geht nicht über auf *Alliaria officinalis, Brassica oleracea, Br. Rapa, Capsella Bursa pastoris, Cheiranthus Cheiri, Diplotaxis tenuifolia, Erophila verna, Sisymbrium officinale* und *Thlaspi arvense.* — In gleicher Weise ist *Lep. sativum* nicht infizierbar durch Conidien der *Peronospora* auf *Alliaria officinalis, Arabis alpina, A. hirsuta, A. Turrita, Brassica oleracea, Capsella Bursa pastoris, Cheiranthus Cheiri, Erucastrum Pollichii, Lunaria rediviva, Raphanus Raphanistrum, Sinapis arvensis, Sisymbrium officinale* und *Thlaspi perfoliatum.*

3. *Lepidium campestre* ist immun gegen den Pilz von *Arabis hirsuta, Brassica oleracea, Capsella Bursa pastoris, Cheiranthus Cheiri, Raphanus Raphanistrum, Thlaspi alpestre* und *Thl. perfoliatum.*

4. *Lepidium Draba* ist immun gegen den Pilz von *Arabis alpina, Capsella Bursa pastoris, Cheiranthus Cheiri, Raphanus Raphanistrum, Sinapis arvensis* und *Sisymbrium officinale.*

5. *Lepidium latifolium* ist immun gegen den Pilz von *Arabis alpina, Brassica oleracea, Capsella Bursa pastoris, Cheiranthus Cheiri, Erucastrum Pollichii, Raphanus Raphanistrum, Sinapis arvensis, Sisymbrium officinale* und *Thlaspi alpestre.*

6. *Lepidium ruderale* ist immun gegen den Pilz von *Capsella Bursa pastoris* und *Thlaspi alpestre.*

7. *Lepidium virginicum* ist immun gegen den Pilz von *Alliaria officinalis, Arabis alpina, A. hirsuta, Brassica oleracea, Capsella Bursa pastoris, Cheiranthus Cheiri, Erucastrum Pollichii, Raphanus Raphanistrum, Sisymbrium officinale* und *Thlaspi alpestre.*

24. Die Form auf Lunaria.

Untersuchtes Herbarmaterial:

1. *Lunaria annua* L., als *Lunaria pachyrrhiza*, Herkulesfunb, in monte Domogled (Ungarn), 27. 6. 1905, leg. Fr. Bubák. (Herb. Bubák).

2. *Lunaria rediviva* L., Taubenlochschlucht bei Biel, 17. 7. 1915, leg. E. Gäumann (Herb. d. Bot. Inst. Bern).

Die Form auf *Lunaria annua* stimmt mit derjenigen auf *Lunaria rediviva* in den Conidienträgern, Conidien und Oosporen vollständig überein. Die Beschreibung ist deshalb dort nachzusehen.

Auf *Lunaria rediviva* sind die Rasen locker und bedecken die Unterseite der Blätter in großen Flecken. Die Conidienträger verlassen die Spaltöffnungen einzeln oder zu 2 oder 3 und erreichen meistens eine Höhe von 250 μ. Ihre Form ist ersichtlich aus fig. 24. — Die Conidien sind groß, 19—31, meist 24—27 μ lang, 16—26, meist 21—24 μ breit. Mittelwert der Breitenkurve (fig. 26, Kurve 4) 21,47 μ. — Der mittlere Durchmesser der Oogone beträgt 40—75, meist 56—64 μ, derjenige der Oosporen 29—42, meist 32—35 μ.

Die biologischen Experimente mit Conidien der *Peronospora* auf *Lunaria rediviva,* von denen ich ohnehin wegen der Seltenheit der Wirtspflanze und des Pilzes nur eine beschränkte Anzahl ausführen konnte, litten derart unter der Ungunst der Witterung, daß nur eine einzige Reihe einwandfrei gelang.

Versuchsreihe XLVIII.

Eingeleitet am 25. 7. 1916 mit Material von *Lunaria rediviva* aus der Taubenlochschlucht bei Biel (Kt. Bern).

Versuchspflanzen:

1. *Lunaria rediviva* (Würzburg), Kotyledonen.
2. *Barbaraea vulgaris* (Würzburg), Kotyledonen und Laubblätter.
3. *Erysimum repandum* (Tabor), junge Pflanzen.
4. *Raphanus sativus* (Vatter, Bern), Kotyledonen.
5. *Sisymbrium officinale* (Haage & Schmidt, Erfurt), junge Pflanzen.
6. *Lepidium sativum* (Haage & Schmidt, Erfurt), krautige Exemplare.
7. *Sinapis alba* (Vatter, Bern), Kotyledonen.
8. *Brassica oleracea* (Vatter, Bern), Kotyledonen.
9. *Cardamine Impatiens* (Zürich), junge Pflanzen.
10. *Capsella Bursa pastoris* (Haage & Schmidt, Erfurt), junge Pflanzen.
11. *Cheiranthus Cheiri* (Vatter, Bern), Kotyledonen und Laubblätter.

Die Töpfe Nr. 4, 7 und 8 wurden im Treibhaus, die übrigen unter Glasglocken infiziert. — Am 1. 8. zeigten sich auf der Unterseite der Kotyledonen von *Lunaria* vereinzelte Conidienträger. Die andern Pflanzen blieben dauernd gesund.

Diese Versuchsreihe zeigt also, daß der Pilz von *Lunaria rediviva* nur wieder auf *Lunaria rediviva* überzugehen vermag, nicht aber auf *Barbaraea vulgaris*, *Brassica oleracea, Capsella Bursa pastoris, Cardamine Impatiens, Cheiranthus Cheiri, Erysimum repandum, Lepidium sativum, Raphanus sativus, Sinapis alba* und *Sisymbrium officinale.*

25. Die Form auf Matthiola.

Untersuchtes Herbarmaterial:

Matthiola incana R Br., als *Matthiola annua*, Franconia sup. Bayreuth, Juli 1875 (ex Herb. de Thümen im Herb. Sydow).

Die Rasen sind sehr locker und bedecken weithin die Unterseite der Blätter. Die Conidienträger verlassen die Spaltöffnungen zu 3—5, erreichen durchschnittlich die Höhe von 300 μ und gehören zum Typus der *Peronospora* auf *Capsella Bursa pastoris*

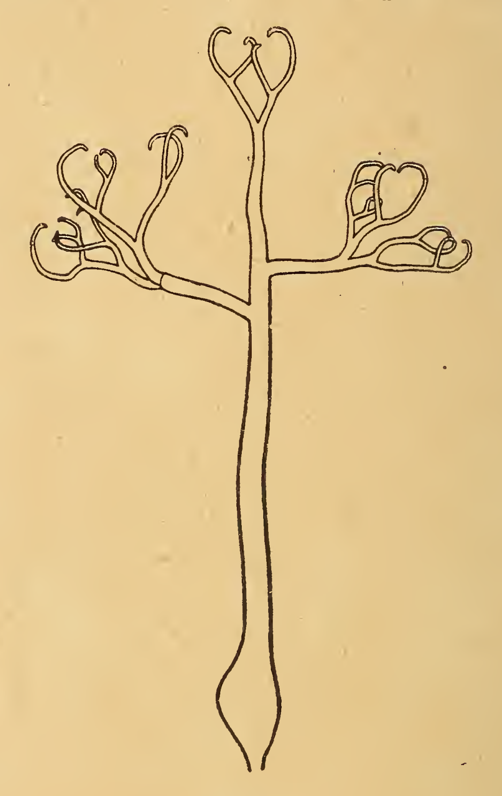


Fig. 24.
Conidienträger der Peronospora auf *Lunaria rediviva*. (Vergr. 130.)

(fig. 13). — Die Conidien sind rundlich, 12—24, meist 16—22 μ lang und 9—21, meist 14—19 μ breit. Mittelwert der Längenkurve (fig. 35, Kurve 3) 18,93 μ. Mittelwert der Breitenkurve (fig. 26, Kurve 3) 16,23 μ. — Oosporen habe ich nicht gesehen.

Wegen Mangel an Conidien war es mir nicht möglich, mit diesem Pilz biologische Experimente auszuführen. Die übrigen Versuchsreihen ergaben, daß *Matthiola incana* immun ist gegen die *Peronospora* auf *Arabis alpina, A. hirsuta, Brassica oleracea, Capsella Bursa pastoris, Cheiranthus Cheiri, Erucastrum Pollichii,*

Lepidium sativum, Raphanus Raphanistrum, Sinapis arvensis, Thlaspi alpestre und *Thl. perfoliatum.*

26. Die Form auf Neslea.

Untersuchtes Herbarmaterial:

Neslea paniculata (L) Desv., Srbsko bei Karlstein (Böhmen), 20. 6. 1902, leg. Fr. Bubák (Sydow, Phycom. et Protom. 161) und Velvarg, 26. 5. 1898, leg. J. E. Kabát, (J. E. Kabát, fungi Bohemici 337).

Die Rasen sind sehr dicht, die Unterseite der Blätter vollständig bedeckend. Hie und da finden sich Conidienträger auch an der Oberseite. Die Träger verlassen die Spaltöffnungen einzeln, sind meist sehr schlank und hoch, jedoch von 180—600 μ schwankend; sie gehören zum Typus der *Peronospora* auf *Sisymbrium officinale* (fig. 34). Charakteristisch ist ferner ihre spärliche Verzweigung, Krone meist nur 3—5 mal gegabelt. — Die Conidien fallen auf durch die große Konstanz ihrer Dimensionen. Die Länge beträgt 12—24, meist 16—19 μ, die Breite 11—19, meist 14—17 μ. Mittelwert der Längenkurve (fig. 25, Kurve 1) 16,98 μ, Mittelwert der Breitenkurve (fig. 26, Kurve 1) 15,65 μ. — Die Dauersporen finden sich massenhaft in den verwelkten Blättern. Der mittlere Durchmesser der Oogone beträgt 32—49, meist 35—38 μ, derjenige der Oosporen 24—32, meist 27—29 μ.

Biologische Experimente mit Conidien der *Peronospora* auf *Neslea paniculata* habe ich nicht ausführen können. Dagegen ergaben die übrigen Versuchsreihen, daß *Neslea paniculata* immun ist gegen den Pilz von *Alliaria officinalis, Arabis hirsuta, Brassica oleracea, Capsella Bursa pastoris, Cardamine hirsuta, Erucastrum Pollichii, Raphanus Raphanistrum, Sisymbrium officinale* und *Thlaspi alpestre.*

27. Die Form auf Raphanus.

Untersuchtes Herbarmaterial:

1. *Raphanus Raphanistrum* L., Bern, 13. 7. 1915, leg. E. Gäumann (Herb. d. Bot. Inst. Bern).
2. *Raphanus sativus* L., Bot. Garten Tokio, 4. 6. 1899, leg. S. Kusano, und Shibuya, Tokio, 10. 10. 1899, leg. S. Hori, beide aus dem Herb. Sydow.

Die beiden Formen stimmen morphologisch miteinander überein. Die nachfolgende Beschreibung wurde nach dem Material von *Raphanus sativus* verfaßt. Hier bedeckt der lockere Rasen in kleinen Flecken oft die ganze Unterseite der Blätter und tritt im Verein mit *Cystopus candidus* auch in der Blütenregion auf. Die Conidienträger verlassen die Spaltöffnungen einzeln oder zu 2—4, sind meist 300—500 μ hoch und gehören zum Typus der *Peronospora* auf *Sisymbrium orientale* (fig. 35) oder *Sisymbrium officinale* (fig. 34). — Die Conidien sind 14—26, meist 18—22 μ lang, 14—22, meist 16—19 μ breit. Mittelwert der Längenkurve (fig. 25, Kurve 2) 20,01 μ, Mittelwert der Breitenkurve (fig. 26,

Kurve 2) 18,17 μ. — Häufigster Durchmesser der Oogone zwischen 30—50 μ, der Oosporen zwischen 27—32 μ.

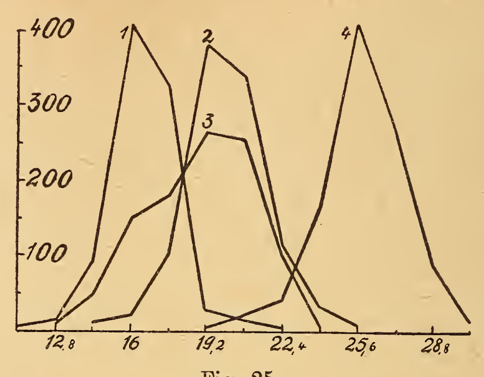


Fig. 25.

Kurve 1: Längenkurve der Conidien auf *Neslea paniculata*.
Kurve 2: Längenkurve der Conidien auf *Raphanus sativus*.
Kurve 3: Längenkurve der Conidien auf *Matthiola incana*.
Kurve 4: Längenkurve der Conidien auf *Lunaria rediviva*.

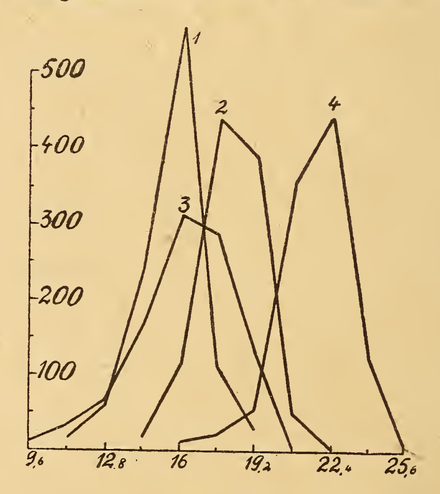


Fig. 26.

Kurve 1: Breitenkurve der Conidien auf *Neslea paniculata*.
Kurve 2: Breitenkurve der Conidien auf *Raphanus sativus*.
Kurve 3: Breitenkurve der Conidien auf *Matthiola incana*.
Kurve 4: Breitenkurve der Conidien auf *Lunaria rediviva*.

Zu biologischen Experimenten besaß ich reiches Conidienmaterial der *Peronospora* auf *Raphanus Raphanistrum*.

Versuchsreihe II.

Eingeleitet am 19. 7. 1916 mit Material von *Raphanus Raphanistrum* vom Gurtendorf bei Bern.

Versuchspflanzen:

1. *Raphanus Raphanistrum* (Marburg), Kotyledonen.
2. *Raphanus sativus* (Vatter, Bern), Kotyledonen.
3. *Brassica oleracea* (Vatter, Bern), Kotyledonen.
4. *Sinapis arvensis* (Haage & Schmidt, Erfurt), Kotyledonen und Laubblätter.
5. *Sinapis alba* (Vatter, Bern), Kotyledonen.
6. *Cheiranthus Cheiri* (Vatter, Bern), Kotyledonen.
7. *Sisymbrium officinale* (Haage & Schmidt, Erfurt), Kotyledonen und Laubblätter.
8. *Sisymbrium Sophia* (Haage & Schmidt, Erfurt), junge Pflanzen.
9. *Neslea paniculata* (Marburg), junge Pflanzen.
10. *Lepidium sativum* (Haage & Schmidt, Erfurt), junge Pflanzen.
11. *Diplotaxis tenuifolia* (Bremen), Kotyledonen und Laubblätter.
12. *Cardamine hirsuta* (Zürich), Kotyledonen und Laubbätter.

Die Töpfe Nr. 1—5 wurden im Treibhaus, die übrigen unter Glasglocken infiziert. — Am 25. 7. zeigten sich spärliche Conidienträger auf den Pflanzen Nr. 1 und 2. Die anderen blieben dauernd gesund; dagegen bildeten sich auf den Pflanzen Nr. 3—5 wieder die ominösen Flecken, die schon in Versuchsreihe XVI besprochen wurden.

Versuchsreihe L.

Eingeleitet am 20. 7. 1916 mit demselben Material von *Raphanus Raphanistrum* wie die vorhergehende Reihe.

Versuchspflanzen:

1. *Raphanus Raphanistrum* (Marburg), Kotyledonen.
2. *Alliaria officinalis* (selbst gesammelt), Kotyledonen u. Laubblätter.
3. *Erysimum repandum* (Tabor), junge Pflanzen.
4. *Erysimum cheiranthoides* (Olmütz), junge Pflanzen.
5. *Lepidium virginicum* (Berlin), junge Pflanzen.
6. *Lepidium latifolium* (Berlin), junge Pflanzen.
7. *Chorispora tenella* (Würzburg), blühende Exemplare.
8. *Senebiera coronopus* (Marburg), krautige Exemplare.
9. *Arabis alpina* (Haage & Schmidt, Erfurt), Kotyledonen und Laubblätter.
10. *Barbaraea vulgaris* (Würzburg), Kotyledonen und Laubblätter.
11. *Arabis Holboellii* (Zürich), Kotyledonen und Laubblätter.
12. *Capsella Bursa pastoris* (Haage & Schmidt, Erfurt), junge Pflanzen.
13. *Camelina foetida* (Tabor), junge Pflanzen.
14. *Hutchinsia alpina* (Haage & Schmidt, Erfurt), Kotyledonen und Laubblätter.

Alle Pflanzen, mit Ausnahme der ersten (diese im Treibhaus), wurden unter Glasglocken infiziert. — Am 25. 7. zeigten sich einige Conidienträger auf der Unterseite der Kotyledonen von *Raphanus*. Die übrigen Pflanzen blieben dauernd gesund.

Versuchsreihe LI.

Eingeleitet am 21. 7. 1916 mit demselben Material von *Raphanus Raphanistrum* wie die beiden vorhergehenden Reihen.

Versuchspflanzen:

1. *Raphanus Raphanistrum* (Marburg), Kotyledonen.
2. *Alyssum calycinum* (Marburg), Kotyledonen und Laubblätter.
3. *Cardamine pratensis* (siehe Anm. Reihe IV), junge Triebe.
4. *Stenophragma Thalianum* (Hohenheim), Kotyledonen u. Laubblätter.

Alle Pflanzen, mit Ausnahme der ersten (diese im Treibhaus), wurden unter Glasglocken infiziert. — Am 28. 7. zeigten sich spärliche Rasen auf der Unterseite der Kotyledonen von *Raphanus*. Die andern Pflanzen blieben dauernd gesund.

Versuchsreihe LII.

Eingeleitet am 22. 7. 1916 mit Material von *Raphanus Raphanistrum*, gesammelt an Bahndämmen im Wyler bei Bern.

Versuchspflanzen:

1. *Raphanus Raphanistrum* (Marburg), Kotyledonen.
2. *Bunias orientalis* (Berlin), Kotyledonen.
3. *Camelina sativa* (Würzburg), Kotyledonen und Laubblätter.
4. *Lunaria rediviva* (Würzburg), Kotyledonen.
5. *Turritis glabra* (Olmütz), Kotyledonen und Laubblätter.
6. *Reseda luteola* (Haage & Schmidt, Erfurt), junge Pflanzen.
7. *Matthiola incana* (Bukarest), Kotyledonen und Laubblätter.
8. *Sisymbrium pannonicum* (Berlin), Kotyledonen und Laubblätter.

Alle Pflanzen, mit Ausnahme der ersten (diese im Treibhaus), wurden unter Glasglocken infiziert. — Am 31. 7. zeigten sich vereinzelte Conidienträger auf der Unterseite der Kotyledonen von *Raphanus*. Die übrigen Pflanzen blieben dauernd gesund.

Versuchsreihe LIII.

Eingeleitet am 25. 7. 1916 mit Material von *Raphanus Raphanistrum* von Zollikofen bei Bern.

Versuchspflanzen:

1. *Raphanus Raphanistrum* (Marburg), Kotyledonen.
2. *Arabis Halleri* (Marburg), junge Pflanzen.
3. *Arabis Turrita* (Berlin), Kotyledonen und Laubblätter.
4. *Arabis hirsuta* (Lund), Kotyledonen.
5. *Arabis arenosa* (Zürich), Kotyledonen und Laubblätter.
6. *Erucastrum Pollichii* (Zürich), Kotyledonen.
7. *Draba nemorosa* var. *leiocarpa* (Lund), junge Pflanzen.
8. *Biscutella laevigata* (Hohenheim), Kotyledonen und Laubblätter.
9. *Iberis amara* (Haage & Schmidt, Erfurt), Kotyledonen.
10. *Cardamine Impatiens* (Zürich), Kotyledonen und Laubblätter.
11. *Cardamine pentaphylla* (Zürich), Kotyledonen.
12. *Berteroa incana* (Würzburg), Kotyledonen und Laubblätter.
13. *Lepidium campestre* (München), junge Pflanzen.
14. *Lepidium Draba* (Marburg), Kotyledonen.

Alle Pflanzen, mit Ausnahme der ersten (diese im Treibhaus), wurden unter Glasglocken infiziert. — Am 1. 8. zeigten sich auf der Unterseite der Kotyledonen von *Raphanus* vereinzelte Conidienträger. Die übrigen Pflanzen blieben gesund.

Zusammenfassung: 1. Die *Peronospora* auf *Raphanus Raphanistrum* stimmt mit derjenigen auf *R. sativus* morphologisch überein.

2. Die *Peronospora* von *Raphanus Raphanistrum* geht über auf *Raphanus sativus* und möglicherweise auch auf *Brassica oleracea*, nicht aber auf *Alliaria officinalis, Alyssum calycinum, Arabis alpina, A. arenosa, A. Halleri, A. hirsuta, A. Holboellii, A. Turrita, Barbaraea vulgaris, Berteroa incana, Biscutella laevigata, Bunias orientalis, Camelina foetida, C. sativa, Capsella Bursa pastoris, Cardamine hirsuta, C. Impatiens, C. pentaphylla, C. pratensis, Cheiranthus Cheiri, Chorispora tenella, Diplotaxis tenuifolia, Draba nemorosa, Erucastrum Pollichii, Erysimum cheiranthoides, E. repandum, Hutchinsia alpina, Iberis amara, Lepidium campestre, L. Draba, L. latifolium, L. sativum, L. virginicum, Lunaria rediviva, Matthiola incana, Neslea paniculata, Reseda luteola, Senebiera coronopus, Sinapis alba* (?), *S. arvensis* (?), *Sisymbrium officinale, S. pannonicum, S. Sophia, Stenophragma Thalianum* und *Turritis glabra*. — In gleicher Weise geht aus den übrigen Versuchsreihen hervor, daß *Raphanus Raphanistrum* immun ist gegen den Pilz von *Brassica oleracea* (?) und *Erucastrum Pollichii*, und *Raphanus sativus* gegen den Pilz von *Alliaria officinalis, Arabis alpina, Brassica oleracea* (?), *Capsella Bursa pastoris, Cheiranthus Cheiri, Erucastrum Pollichii, Lunaria rediviva, Reseda luteola, Sinapis arvensis* (?) und *Sisymbrium officinale*.

28. Die Form auf Reseda.

Untersuchtes Herbarmaterial:

Reseda luteola L., Unterfranken: Gerolzhofen, Dingolshausen, Hutwasen, August 1906, leg. A. Vill (A. Vill, fungi bavarici 836).

Die Rasen finden sich in sehr lockerem Verbande fleckenweise an der Unterseite der Blätter. Die Conidienträger verlassen die Spaltöffnungen zu 3—4, erreichen die mittlere Höhe von 300—400 μ und gehören zum Typus der *Peronospora* auf *Sisymbrium orientale* (fig. 35) und *Capsella Bursa pastoris* (fig. 13). — Die Conidien sind in ihren Dimensionen ziemlich variabel, 14—27, meist 19—24 μ lang, 12—26, meist 14—21 μ breit. Mittlerer Wert der Längenkurve (fig. 30, Kurve 2) 20,87 μ, Mittelwert der Breitenkurve (fig. 31, Kurve 2) 17,84 μ. — Oosporen habe ich nicht gesehen.

Zu biologischen Experimenten standen mir Conidien der *Peronospora* auf *Reseda luteola* zur Verfügung.

Versuchsreihe LIV.

Eingeleitet am 1. 8. 1916 mit Material von *Reseda luteola* aus Ostermundigen bei Bern.

Versuchspflanzen:

1. *Reseda luteola* (Haage & Schmidt, Erfurt), Kotyledonen und Laubblätter.

2. *Reseda lutea* (Haage & Schmidt, Erfurt), Kotyledonen und Laubblätter.
3. *Capsella Bursa pastoris* (Haage & Schmidt, Erfurt), junge Pflanzen.
4. *Cardamine Impatiens* (Zürich), junge Pflanzen.
5. *Brassica oleracea* (Vatter, Bern), Kotyledonen.
6. *Hesperis matronalis* (München), Kotyledonen.
7. *Sisymbrium officinale* (Haage & Schmidt, Erfurt), junge Pflanzen.
8. *Sinapis arvensis* (Haage & Schmidt, Erfurt), Kotyledonen.
9. *Lunaria rediviva* (Würzburg), Kotyledonen.
10. *Raphanus sativus* (Vatter, Bern), Kotyledonen.

Die Töpfe Nr. 5, 8 und 10 wurden im Treibhaus, die übrigen unter Glasglocken infiziert. — Am 7. 8. zeigten sich auf den Kotyledonen von *Reseda luteola* vereinzelte Conidienträger. Doch starben erstere bald ab. Überhaupt litt diese Versuchsreihe, wie alle in dieser Zeit ausgeführten, in hohem Grade unter der schwülen Hitze. *Reseda lutea* und *Capsella Bursa pastoris* kränkelten schon während der Inkubationszeit und gingen dann bald ein.

Immerhin zeigt dieser Versuch, daß der Pilz von *Reseda luteola* nicht überzugehen vermag auf *Brassica oleracea, Cardamine Impatiens, Hesperis matronalis, Lunaria rediviva, Raphanus sativus, Sinapis arvensis*, und *Sisymbrium officinale.* — In gleicher Weise zeigten die übrigen Reihen, daß *Reseda luteola* immun ist gegen den Pilz von *Arabis hirsuta, Brassica oleracea, Raphanus Raphanistrum, Sinapis arvensis, Sisymbrium officinale* und *Thlaspi perfoliatum.*

28. Die Formen auf Roripa.

Untersuchtes Herbarmaterial:

1. *Roripa islandica* (Oeder) Schinz et Thellung als *Nasturtium palustre*, Dahlem bei Berlin, Oktober 1895, leg. P. Sydow (Sydow, Mycotheca Marchica 4327), und Velvary, 9. 6. 1900, leg. J. E. Kabát (Kabát, fungi Bohemici 608).
2. *Nasturtium montanum* Wal., Kanazawa, Kanagawa-Ken, 27. 11. 1907, leg. Col. N. Nambu; und Nishigahara Tokyo, 18. 7. 1899, leg. Col. N. Nambu (beide aus der Herb. Sydow).
3. *Roripa Nasturtium aquaticum* (L) Beck., als *Nasturtium fontanum*, Triglitz, 4. 4. 1896, leg. O. Jaap (Flora d. Prov. Brandenburg 233).
4. *Roripa silvestris* (L) Besser., als *Nasturtium silvestre*, Schottwitz bei Breslau (J. Schröter, Pilze Schlesiens 371), und Liegnitz, Ende Oktober 1870, leg. Gerhardt (Herb. d. Bot. Mus. Berlin).

Auf *Roripa islandica* bildet der Pilz sehr dichte Rasen, die in kleinen Flecken auf der Unterseite der Blätter auftreten. Die Conidienträger verlassen die Spaltöffnungen zu 3—6 und erreichen meist die Höhe von 250—400 μ. Ihre Form ist ersichtlich aus fig. 27. — Die Conidien sind klein, 11—23, meist 14—19 μ lang, 9—19, meist 13—16 μ breit. Mittelwert der Längenkurve (fig. 28, Kurve 1) 16,62 μ. Mittelwert der Breitenkurve (fig. 29, Kurve 1) 13,79 μ. Oosporen habe ich nicht gesehen.

Auf *Nasturtium montanum* finden sich die Conidienträger in

kleinen Gruppen an der Unterseite der Blätter. Sie verlassen die Spaltöffnungen einzeln, erreichen durchschnittlich die Höhe von 350—400 μ und gehören in der Verzweigungsart der Gabeln zum Typus der *Peronospora* auf *Thlaspi alpestre* (fig. 40). Nur sind die Äste sehr viel länger und gehen vom Stamm in spitzem Winkel ab. Der Stamm ist ungewöhnlich dick (15 μ und mehr), die unverzweigte Basis beträgt meist nur $^1/_3$ oder $^1/_2$ der Ge-



Fig. 27.
Conidienträger der *Peronospora* auf *Roripa islandica* (Vergr. 130)

samtlänge des Bäumchens. Ich fand leider keinen Conidienträger, der gut genug gehalten gewesen wäre, um die Mühe der Anfertigung einer Zeichnung zu rechtfertigen. — Die Conidien sind sehr groß, 19—36, meist 24—30 μ lang, 16—31, meist 21—27 μ breit. Mittelwert der Längenkurve (fig. 28, Kurve 3) 27,81 μ, Mittelwert der Breitenkurve (fig. 29, Kurve 3) 24,16 μ. — Ich habe das Material seiner Seltenheit und Spärlichkeit wegen nicht auf Oosporen untersuchen dürfen.

Auf *Roripa Nasturtium aquaticum* findet sich der Pilz in lockern Rasen auf der Unterseite der Blätter. Ich habe nur Bruchstücke von Conidienträgern gesehen und kann daher über ihre Zugehörigkeit keine bestimmten Angaben machen. Doch scheinen sie einem Mittelschlag, etwa dem Typus der *Peronospora* auf

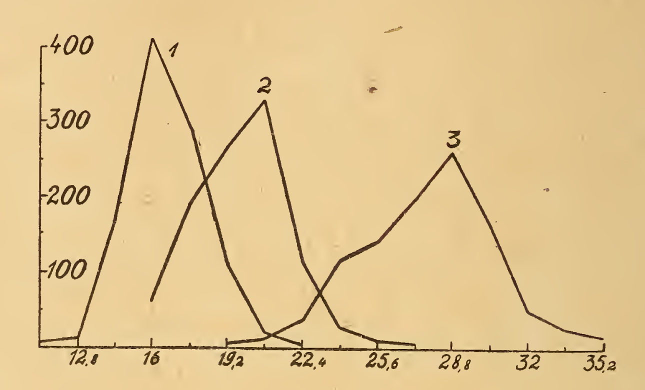


Fig. 28.

Kurve 1: Längenkurve der Conidien auf *Roripa islandica*.
Kurve 2: Längenkurve der Conidien auf *Roripa Nasturtium aquaticum*.
Kurve 3: Längenkurve der Conidien auf *Nasturtium montanum*.

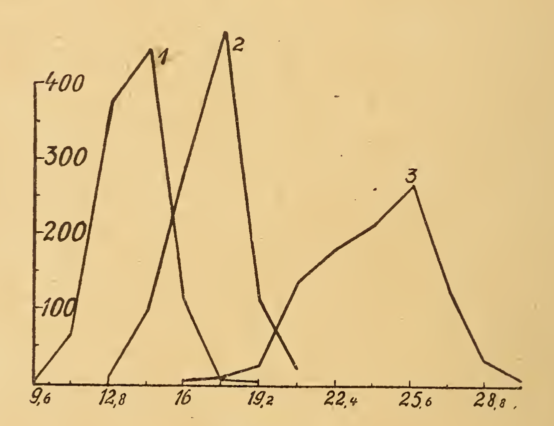


Fig. 29.

Kurve 1: Breitenkurve der Conidien auf *Roripa islandica*.
Kurve 2: Breitenkurve der Conidien auf *Roripa Nasturtium aquaticum*.
Kurve 3: Breitenkurve der Conidien auf *Nasturtium montanum*.

Camelina sativa (fig. 12) oder auf *Turritis glabra* (fig. 43), anzugehören. In gleicher Weise war es mir wegen der Spärlichkeit des Materials nicht möglich, die gewohnten 1000 Messungen auszuführen. Die Kurven für die Länge (fig. 28, Kurve 2) und die Breite (fig. 29, Kurve 2) ebenso wie die daraus berechneten Mittel-

werte (20,32 μ für die Länge, 17,07 μ für die Breite) stützen sich auf nur 101 Messungen. — Oosporen habe ich nicht gesehen.

Die Form auf *Roripa silvestris* stimmt in den wesentlichen Merkmalen mit derjenigen auf *Roripa islandica* überein. Die Beschreibung ist deshalb dort nachzusehen.

Infektionsversuche mit Conidien der *Peronospora* auf Roripa-Arten habe ich nicht ausführen können. Aus andern Versuchs-

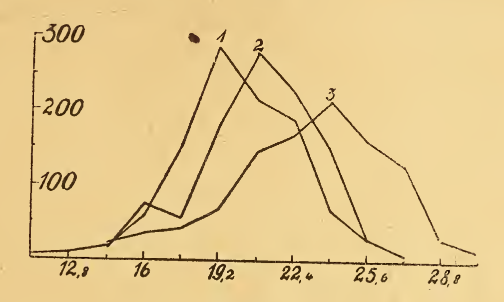


Fig. 30.

Kurve 1: Längenkurve der Conidien auf *Sinapis arvensis*.
Kurve 2: Längenkurve der Conidien auf *Reseda lutcola*.
Kurve 3: Längenkurve der Conidien auf *Senebiera pinnatifida*.

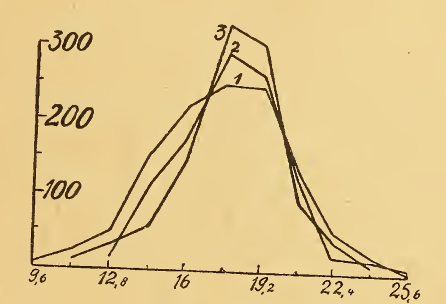


Fig. 31.

Kurve 1: Breitenkurve der Conidien auf *Sinapis arvensis*.
Kurve 2: Breitenkurve der Conidien auf *Reseda luteola*.
Kurve 3: Breitenkurve der Conidien auf *Senebiera pinnatifida*.

reihen steht nur fest, daß *Roripa islandica* immun ist gegen den Pilz von *Alliaria officinalis* und *Brassica oleracea*.

30. Die Form auf Senebiera.

Untersuchtes Herbarmaterial:

Senebiera pinnatifida DC., Buenos Ayres, Herb. G. Winter (Herb. d. Bot. Mus. Berlin).

Der Pilz bildet auf der Unterseite der Blätter sehr dichte Rasen. Die Conidienträger verlassen die Spaltöffnungen zu 4—6,

erreichen die durchschnittliche Höhe von 250—400 μ und gehören zum Typus der *Peronospora* auf *Lepidium virginicum* (fig. 23). Nur sind die Bäumchen schlanker und etwas stärker verzweigt. — Die Conidien sind lang ellipsoidisch und in ihren Dimensionen sehr variabel, 14—31, meist 21—27 μ lang, 11—24, meist 16—19 μ breit. Mittelwert der Längenkurve (fig. 30, Kurve 3) 23,16 μ. Mittelwert der Breitenkurve (fig. 31, Kurve 3) 18,01 μ. — Ich habe das Material nicht auf Oosporen untersuchen können.

Ebensowenig standen mir Conidien zu biologischen Experimenten zur Verfügung. Aus andern Versuchsreihen steht nur fest, daß *Senebiera coronopus* nicht empfänglich ist für den Pilz von *Alliaria officinalis, Arabis hirsuta, Brassica oleracea, Capsella Bursa pastoris, Cheiranthus Cheiri, Erucastrum Pollichii, Raphanus Raphanistrum, Sinapis arvensis* und *Sisymbrium officinale.*

30. Die Form auf Sinapis.

Untersuchtes Herbarmaterial:

1. *Sinapis alba* L., Liegnitz, Mitte Oktober 1873, leg. Gerhardt (Herb. d. Bot. Mus. Berlin).
2. *Sinapis arvensis* L., Boden der ehemaligen Landesausstellung in Bern, 15. 7. 1915, leg. E. Gäumann (Herb. d. Bot. Inst. Bern).

Das Material auf *Sinapis alba* war sehr spärlich. Doch scheint die betr. *Peronospora* mit derjenigen auf *S. arvensis* übereinzustimmen.

Auf *Sinapis arvensis* finden sich die Rasen in dichtem Verbande fleckenweise an der Unterseite der Blätter oder bei Anwesenheit von *Cystopus candidus* auch in den Blütenständen. Die Conidienträger verlassen die Spaltöffnungen zu 1—5 und erreichen durchschnittlich die Höhe von 300—500 μ. Ihre Form ist sehr variabel und schwankt zwischen Typen wie denjenigen der bei *Peronospora* auf *Capsella Bursa pastoris* (fig. 13) und auf *Sisymbrium officinale* (fig. 34). — Die Conidien sind rundlich, 11—27, meist 20—26 μ lang, 9—26, meist 16—21 μ breit. Mittelwert der Längenkurve (fig. 30, Kurve 1) 20,05 μ. Mittelwert der Breitenkurve (fig. 31, Kurve 1) 17,96 μ. Oosporen habe ich nicht finden können.

Zu biologischen Experimenten standen mir Coniden der *Peronospora* auf *Sinapis arvensis* in reichem Maße zur Verfügung.

Versuchsreihe LV.

Eingeleitet am 8. 6. 1916 mit Material von *Sinapis arvensis* von einem Straßenbord zwischen Yverdon und Montagny (Ct. Waadt).

Versuchspflanzen:

1. *Sinapis arvensis* (Haage & Schmidt, Erfurt), Kotyledonen.
2. *Brassica oleracea* (Vatter, Bern), Kotyledonen.

Beide Pflanzen wurden im Treibhaus infiziert. — Am 15. 6. zeigten sich vereinzelte Conidienträger auf *Sinapis,* auf *Brassica* dagegen die schon oft erwähnten dunkeln Punkte.

Versuchsreihe LVI.

Eingeleitet am 2. 6. 1916 mit demselben Material von *Sinapis arvensis* wie die vorhergehende Reihe.

Versuchspflanzen:

1. *Sinapis arvensis* (Haage & Schmidt, Erfurt), Kotyledonen.
2. *Capsella Bursa pastoris* (Zürich), junge Pflanzen.
3. *Reseda luteola* (Haage & Schmidt, Erfurt), Kotyledonen und Laubblätter.

Topf Nr. 1 wurde im Treibhaus, Topf Nr. 2 und 3 unter Glasglocken infiziert. — Am 15. Juni zeigten sich sehr spärliche Rasen auf der Unterseite der Kotyledonen von *Sinapis arvensis*, die bald darauf verfaulten. Die übrigen Pflanzen blieben dauernd gesund.

Versuchsreihe LVII.

Eingeleitet am 22. 6. 1916 mit Material von *Sinapis arvensis* aus Schuttplätzen im Obstberg in Bern.

Versuchspflanzen:

1. *Sinapis arvensis* (Haage & Schmidt, Erfurt), Kotyledonen.
2. *Raphanus sativus* (Vatter, Bern), Kotyledonen.
3. *Cardamine hirsuta* (Zürich), Kotyledonen und Laubblätter.
4. *Cheiranthus Cheiri* (Vatter, Bern), Kotyledonen.
5. *Biscutella laevigata* (Hohenheim), junge Pflanzen.
6. *Lepidium sativum* (Haage & Schmidt, Erfurt), krautige Exemplare.

Die Töpfe Nr. 1 und 2 wurden im Treibhaus, die übrigen unter Glasglocken infiziert. — Am 29. Juni zeigten sich vereinzelte Conidienträger auf der Unterseite der Kotyledonen von *Sinapis arvensis*. Auf *Raphanus sativus* stellten sich wiederum die ominösen schwarzen Flecken ein. Die andern Pflanzen blieben dauernd gesund.

Versuchsreihe LVIII.

Eingeleitet am 21. 7. 1916 mit Material von *Sinapis arvensis* vom Bahndamm im Wyler bei Bern.

Versuchspflanzen:

1. *Sinapis arvensis* (Haage & Schmidt, Erfurt), Kotyledonen.
2. *Erysimum cheiranthoides* (Olmütz), junge Pflanzen.
3. *Camelina sativa* (Würzburg), junge Pflanzen.
4. *Barbaraea vulgaris* (Würzburg), Kotyledonen und Laubblätter.
5. *Arabis alpina* (Haage & Schmidt, Erfurt), Kotyledonen und Laubblätter.
6. *Arabis Holboellii* (Zürich), junge Pflanzen.
7. *Erucastrum Pollichii* (Zürich), Kotyledonen.
8. *Chorispora tenella* (Würzburg), blühende Exemplare.
9. *Lepidium latifolium* (Berlin), junge Pflanzen.
10. *Sisymbrium officinale* (Haage & Schmidt, Erfurt), junge Pflanzen.
11. *Turritis glabra* (Olmütz), Kotyledonen und Laubblätter.
12. *Cardamine pentaphylla* (Zürich), Kotyledonen.
13. *Draba nemorosa* var. *leiocarpa* (Lund), junge Pflanzen.
14. *Diplotaxis tenuifolia* (Bremen), Kotyledonen und Laubblätter.

Alle Pflanzen, mit Ausnahme der ersten (diese im Treibhaus) wurden unter Glasglocken infiziert. — Am 25. 7. zeigten sich spärliche Rasen auf *Sinapis arvensis.* Die übrigen Pflanzen blieben dauernd gesund.

Versuchsreihe LIX.

Eingeleitet am 22. 7. 1916 mit demselben Material von *Sinapis arvensis* wie die vorhergehende Reihe.

Versuchspflanzen:

1. *Sinapis arvensis* (Haage & Schmidt, Erfurt), Kotyledonen.
2. *Sisymbrium Sophia* (Haage & Schmidt, Erfurt), junge Pflanzen.
3. *Sisymbrium pannonicum* (Berlin), Kotyledonen und Laubblätter.
4. *Stenophragma Thalianum* (Hohenheim), Kotyledonen und Laubblätter.
5. *Camelina foetida* (Tabor), junge Pflanzen.
6. *Cardamine Impatiens* (Hohenheim), Kotyledonen und Laubblätter.
7. *Alliaria officinalis* (selbst gesammelt), Kotyledonen.
8. *Alyssum maritimum* (Marburg), Kotyledonen und Laubblätter.
9. *Erysimum repandum* (Tabor), junge Pflanzen.
10. *Arabis Turrita* (Berlin), Kotyledonen und Laubblätter.
11. *Arabis hirsuta* (Marburg), Kotyledonen und Laubblätter.
12. *Hutchinsia alpina* (Haage & Schmidt, Erfurt), junge Pflanzen.
13. *Iberis amara* (Haage & Schmidt, Erfurt), Kotyledonen.
14. *Lepidium Draba* (Marburg), Kotyledonen und Laubblätter.
15. *Matthiola incana* (Bukarest), Kotyledenen und Laubblätter.
16. *Senebiera coronopus* (Marburg), Kotyledonen und Laubblätter.

Alle Pflanzen, mit Ausnahme von *Sinapis arvensis* (diese im Treibhaus), wurden unter Glasglocken infiziert. — Am 29. 7. zeigten sich auf *S. arvensis* vereinzelte Conidienträger. Die übrigen Pflanzen blieben gesund.

Zusammenfassung: 1. Die *Peronospora* auf *Sinapis alba* stimmt mit derjenigen auf *S. arvensis* morphologisch überein.

2. Die *Peronospora* von *Sinapis arvensis* geht nur wieder über auf *Sinapis arvensis* (durch ein Versehen kam *Sinapis alba* nicht unter die Versuchspflanzen, sie wird aber aus Analogie zu *Brassica Rapa* für den Pilz von *S. arvensis* empfänglich sein), nicht aber auf *Alliaria officinalis, Alyssum maritimum, Arabis alpina, A. hirsuta, A. Holboellii, A. Turrita, Barbaraea vulgaris, Biscutella laevigata, Brassica oleracea* (?), *Camelina foetida, C. sativa, Capsella Bursa pastoris, Cardamine hirsuta, C. Impatiens, C. pentaphylla, Cheiranthus Cheiri, Chorispora tenella, Diplotaxis tenuifolia, Draba nemorosa, Erucastrum Pollichii, Erysimum cheiranthoides, E. repandum, Hutchinsia alpina, Iberis amara, Lepidium Draba, L. latifolium, L. sativum, Matthiola incana, Raphanus sativus* (?), *Reseda luteola, Senebiera coronopus, Sisymbrium officinale, S. pannonicum, S. Sophia, Stenophragma Thalianum* und *Turritis glabra.* — In gleicher Weise geht aus den andern Versuchsreihen hervor, daß *Sinapis arvensis* immun ist gegen den Pilz von *Alliaria officinalis, Arabis alpina, Brassica oleracea* (?), *Cheiranthus Cheiri, Erucastrum Pollichii, Raphanus Raphanistrum* (?), *Reseda luteola, Sisymbrium officinale* und *Thlaspi perfoliatum.* Ebenso ist *Sinapis*

alba nicht empfänglich für die *Peronospora* von *Arabis alpina*, *Brassica oleracea*, *Cheiranthus Cheiri*, *Erucastrum Pollichii*, *Lunaria rediviva*, *Raphanus Raphanistrum*, *Sisymbrium officinale* und *Thlaspi perfoliatum*.

32. Die Formen auf Sisymbrium.

Untersuchtes Herbarmaterial:

1. *Sisymbrium canescens* Nutt., Manhatten, Riley Co. (Kansas), 15. 6. 1884, leg. W. A. Kellermann (Flora of Kansas, coll. by W. A. Kellermann 736).
2. *Sisymbrium incisum* Engelm., Telluride (Colorado), August 1900, leg. D. Griffiths (David Griffiths: West American Fungi 384) und Stocktown, Kansas, 26. 5. 1905, leg. E. Bartholomew (Ellis and Everhart's Fungi Columbiani by E. Bartholomew 2130).
3. *Sophia intermedia* Rydb., Durango (2000 m), 29. 6. 1907, (Cryptog. Format. Coloradensium. F. E. and E. S. Clements).
4. *Sisymbrium Irio L.*, Ampithéâtre d' El Djem (Algerien), avril 1909, leg. R. Maire (Herb. Maire).
5. *Sisymbrium Loeselii L.*, Wilmersdorf bei Berlin (Sydow, Mycotheca Marchica 4328).
6. *Sisymbrium officinale* (L) Scop., Nidau (Kt. Bern), 7. 7. 1915, leg. E. Gäumann (Herb. d. Bot. Inst. Bern).
7. *Sisymbrium orientale L.*, Topcider bei Belgrad, Mai 1905, leg. M. Ranojevic (Peronosporineae, Nr. 29. 3. Herb. Sydow).
8. *Sisymbrium pannonicum* Jacq., Grünau bei Berlin, Juni 1905, leg. P. Sydow (Sydow, Phycom. et Protom. 217).
9. *Sophia pinnata* Howell, Stocktown, Kansas, 17. 5. 1907, leg. E. Bartholomew (Bartholomew, Fungi Columbiani 2440).
10. *Sisymbrium Sophia* L., Route entre Louêche-Gare et Tourtemagne, Valais,- 19. 7. 1909, leg. Eug. Mayor (Herb. Mayor) und Gerolzhofen (Unterfranken), Juni 1909, leg. A. Vill (A. Vill, fungi bavarici 955).

Auf *Sisymbrium canescens* bildet der Pilz lockere Rasen, die sich auf der Unterseite der Blätter, an Stengeln und auf den Schoten vorfinden. Die Conidienträger verlassen die Spaltöffnungen meist zu drei oder vier und erreichen durchschnittlich die Höhe von 300 – 500 μ. Ihre Form ist ersichtlich aus fig. 32. Doch ist das betreffende Exemplar relativ zu schwach verzweigt. — Die Conidien sind groß, ellipsoidisch, 17—32, meist 24—29 μ lang, 12—24, meist 18—21 μ breit. Mittelwert der Längenkurve (fig. 36, Kurve 6) 26,38 μ, Mittelwert der Breitenkurve (fig. 37, Kurve 6) 19,35 μ. — Ich habe das Material nicht auf Oosporen untersuchen können.

Der Pilz auf *Sisymbrium incisum* scheint in allen wesentlichen Merkmalen mit demjenigen auf *Sophia pinnata* übereinzustimmen. Die Beschreibung ist deshalb dort nachzusehen. Es wäre möglich, daß die Conidien von *Sis. incisum* etwas schmäler sind und infolgedessen den Eindruck größerer Länge hervorrufen.

Auf *Sophia intermedia* bildet der Pilz lockere Rasen, die die Stengel und Blütenteile weithin bedecken. Die Conidienträger

verlassen die Spaltöffnungen zu 3 bis 5 und erreichen die Höhe von 200—404, meist 300 μ. Ihre Form ist ersichtlich aus fig. 33. — Die Conidien sind ellipsoidisch, 16—29, meist 21—26 μ lang, 12—23, meist 16—21 μ breit. Mittelwert der Längenkurve (fig. 36, Kurve 4) 22,82 μ. Mittelwert der Breitenkurve (fig, 37, Kurve 4) 18,38 μ. — Ich habe das Material nicht auf Oosporen untersuchen können.

Die Form auf *Sisymbrium Irio* stimmt mit derjenigen auf

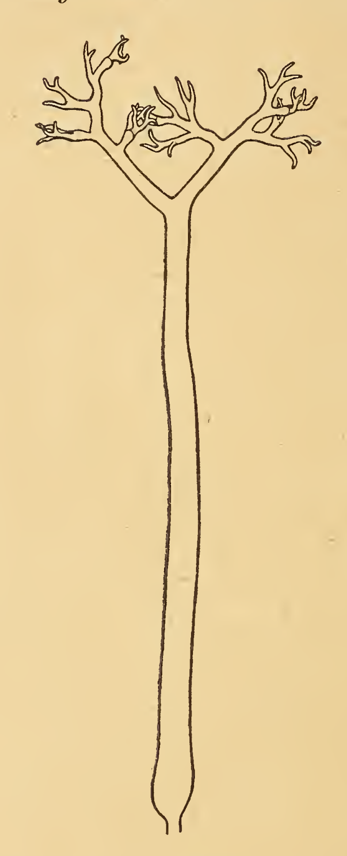


Fig. 32.
Conidienträger der *Peronospora* auf *Sisymbrium canescens* (Vergr. 130).

Sisymbrium officinale überein. Die Beschreibung ist also dort nachzusehen.

Auf *Sisymbrium Loeselii* bildet der Pilz sehr lockere Rasen, die in kleinen Flecken an der Unterseite der Blätter auftreten. Die Conidienträger verlassen die Spaltöffnungen zu 1—3, erreichen durchschnittlich die Höhe von 200—250 μ und gehören zum Typus der *Peronospora* auf *Sisymbrium orientale* (fig. 35). — Die Conidien sind rundlich, 12—24, meist 16—21 μ lang, 11—21, meist 14—19 μ breit. Mittelwert der Längenkurve (fig. 36,

Kurve 1) 18,83 μ. Mittelwert der Breitenkurve (fig. 37, Kurve 1) 16,51 μ, — Ich habe das Material nicht auf Oosporen untersuchen können.

Auf *Sisymbrium officinale* bildet der Pilz dichte Rasen, die fleckenweise die Unterseite der Blätter und die Schoten bedecken. Die Conidienträger verlassen die Spaltöffnungen meist zu 4—6 und erreichen die durchschnittliche Höhe von 250—400 μ. Ihre Form

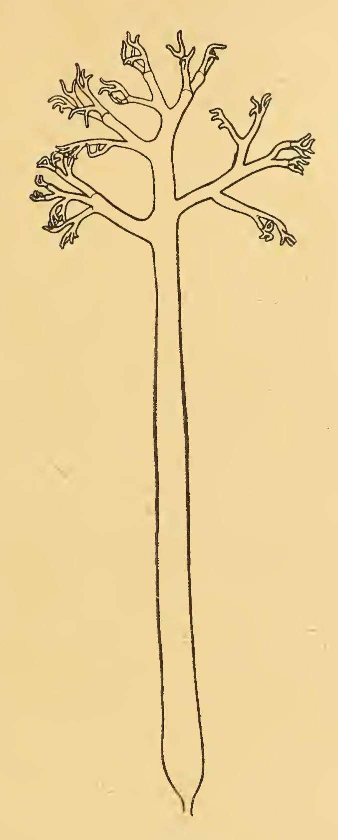


Fig. 33.
Conidienträger der *Peronospora* auf *Sophia intermedia* (Vergr. 130).

ist ersichtlich aus fig. 34; doch ist das betreffende Exemplar besonders schmächtig gebaut und zeigt das Merkmal des eingebogenen, längern Sigmaastes häufiger, als es bei Durchschnittsexemplaren der Fall ist Man würde also in praxi unter Umständen in Verlegenheit geraten, sollte man einen Träger des *Sisymbrium officinale*-Typus von einem solchen des *Sis. orientale*-Typus unterscheiden. Die Conidien sind rundlich, 12—28, meist 18—24 μ lang, 11—26, meist 16—21 μ breit. Mittelwert der Längenkurve (fig. 36, Kurve 3) 20,80 μ. Mittelwert der Breitenkurve (fig. 37, Kurve 3) 17,76 μ.

— Der mittlere Durchmesser der Oogone beträgt 40—53, meist 41—50 μ, derjenige der Oosporen 27—34, meist 29—32 μ.

Auf *Sisymbrium orientale* bildet der Pilz lockere Rasen, die sich in kleinen Flecken auf der Unterseite der Blätter vorfinden. Die Conidienträger verlassen die Spaltöffnungen einzeln oder zu zweit und erreichen durchschnittlich die Höhe von 300—350 μ. Ihre Gestalt ist ersichtlich aus fig. 35. — Die Conidien sind ellipsoidisch, 16—27, meist 22—26 μ lang, 14—26, meist 19—22 μ breit. Das spärliche Material erlaubte nicht, die gewohnten 1000 Messungen auszuführen. Die Kurven für die Länge (fig. 36, Kurve 5) und die Breite (fig. 37, Kurve 5) und die daraus beechneten Mittelwerte (23,17 μ für die Länge, 20,49 μ für die



Fig. 34.
Conidienträger der *Peronospora* auf *Sisymbrium officinale* (Vergr. 130).

Breite) stützen sich nur auf 284 Messungen. Desgleichen habe ich das Material nicht auf Oosporen untersuchen können.

Die Form auf *Sisymbrium pannonicum* stimmt in der Größe der Conidien mit derjenigen auf *Sisymbrium officinale* überein; dagegen stehen ihre Träger in der Mitte zwischen dem *Sis. officinale* (fig. 34) und dem *Sis. orientale*-Typus (fig. 35) und zeigen bald die Charaktere des einem, bald des andern, was beweist, daß diese beiden „Typen“ nur bedingten Wert besitzen. Ich habe das Material nicht auf Oosporen untersuchen können.

Auf *Sophia pinnata* bildet der Pilz sehr dichte Rasen, die als kompakte Kruste die Stengel, Blätter und Blütenteile bedecken. Die Conidienträger verlassen die Spaltöffnungen zu 3 bis 8 und

erreichen durchschnittlich die Höhe von 450—650 μ, sind also sehr hoch gestellt. Ihrer Form nach gehören sie zum Typus der *Peronospora* auf *Sisymbrium canescens* (fig. 32), sind aber schlanker. — Die Conidien sind schwach ellipsoidisch, 12—26, meist 18—22 μ lang, 11—24, meist 16—21 μ breit. Der Mittelwert der Längenkurve (fig. 36, Kurve 2) beträgt 19,95 μ, derjenige der Breitenkurve (fig. 37, Kurve 2) 18,19 μ. — Ich habe das Material nicht



Fig. 35.
Conidienträger der *Peronospora* auf *Sisymbrium orientale* (Vergr. 130).

auf Oosporen untersuchen können. — Nach dem Index Kewensis (1904, p. 174) ist *Sophia pinnata* synonym mit *Sisymbrium canescens*. Sofern diese Angabe richtig ist, müssen wir annehmen, daß auf derselben Pflanze zwei Peronospora-Formen vorkommen, es sei denn, daß eines der beiden Exsiccate falsch bestimmt sei; denn der Größenunterschied ihrer Conidien ist so frappant, daß die Fehlerquelle der zu großen Jugendlichkeit die Differenz nicht zu erklären vermag.

Auf *Sisymbrium Sophia* endlich bildet der Pilz lockere Rasen, die weithin die Unterseite der Blätter bedecken. Die Conidienträger verlassen die Spaltöffnungen zu 1—4, erreichen durchschnittlich die Höhe von 200—350 μ und gehören zum Typus der

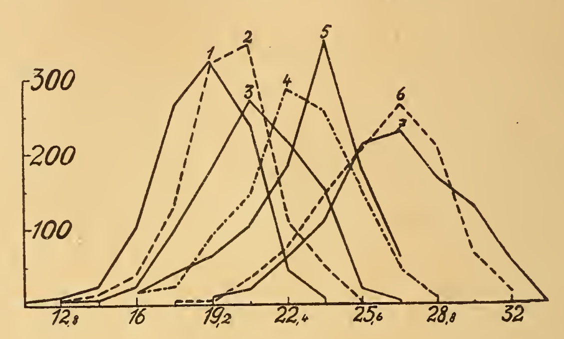


Fig. 36.

Kurve 1: Längenkurve der Conidien auf *Sisymbrium Loeselii.*
Kurve 2: Längenkurve der Conidien auf *Sophia pinnata.*
Kurve 3: Längenkurve der Conidien auf *Sisymbrium officinale.*
Kurve 4: Längenkurve der Conidien auf *Sophia intermedia.*
Kurve 5: Längenkurve der Conidien auf *Sisymbrium orientale.*
Kurve 6: Längenkurve der Conidien auf *Sisymbrium canescens.*
Kurve 7: Längenkurve der Conidien auf *Sisymbrium Sophia.*

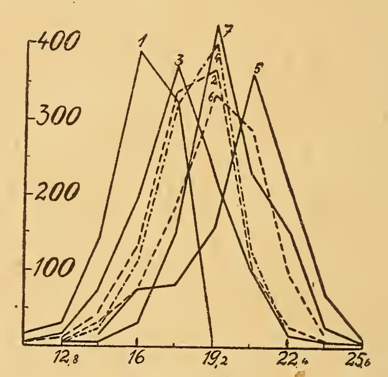


Fig. 37.

Kurve 1: Breitenkurve der Conidien auf *Sisymbrium Loeselii.*
Kurve 2: Breitenkurve der Conidien auf *Sophia pinnata.*
Kurve 3: Breitenkurve der Conidien auf *Sisymbrium officinale.*
Kurve 4: Breitenkurve der Conidien auf *Sophia intermedia.*
Kurve 5: Breitenkurve der Conidien auf *Sisymbrium orientale.*
Kurve 6: Breitenkurve der Conidien auf *Sisymbrium canescens.*
Kurve 7: Breitenkurve der Conidien auf *Sisymbrium Sophia.*

Peronospora auf *Alyssum calycinum* (fig. 4). — Die Conidien stimmen in der Form vollständig mit derjenigen auf *Sisymbrium canescens* überein, sind 19—34, meist 24—30 μ lang, 12—26,

meist 18—22 μ breit. Der Mittelwert der Längenkurve (fig. 36, Kurve 7) beträgt 27,05 μ, derjenige der Breitenkurve (fig. 37, Kurve 7) 19,81 μ. — Der mittlere Durchmesser der Oogone schwankt von 43—55, meist 49—52 μ, derjenige der Oosporen von 33—35 μ.

Zu biologischen Experimenten standen mir nur Conidien der *Peronospora* auf *Sisymbrium officinale* zur Verfügung.

Versuchsreihe LX.

Eingeleitet am 17. 5. 1916 mit Material von *Sisymbrium officinale* vom Brüggmoos bei Biel (Kt. Bern).

Versuchspflanzen:

1. *Sisymbrium officinale* (Haage & Schmidt, Erfurt), Kotyledonen und Laubblätter.
2. *Sisymbrium Sophia* (Haage & Schmidt, Erfurt), junge Pflanzen.
3. *Arabis Halleri* (Marburg), Kotyledonen und Laubblätter.
4. *Arabis alpina* (Olmütz), Kotyledonen und Laubblätter.
5. *Biscutella laevigata* (Hohenheim), junge Pflanzen.
6. *Raphanus Raphanistrum* (Marburg), Kotyledonen.

Alle Pflanzen mit Ausnahme der letzten (diese im Treibhaus) wurden unter Glasglocken infiziert. — Am 23. 5. zeigten sich reiche Rasen auf der Unterseite der jungen Blätter, weniger der Kotyledonen, von *Sisymbrium officinale*. Die übrigen Pflanzen blieben dauernd gesund.

Versuchsreihe LXI.

Eingeleitet am 27. 5. 1916 mit Material von *Sisymbrium officinale* vom Wyler-Bahnhof bei Bern.

Versuchspflanzen:

1. *Sisymbrium officinale* (Haage & Schmidt, Erfurt), junge Pflanzen.
2. *Neslea paniculata* (Marburg), junge Pflanzen.
3. *Chorispora tenella* (Würzburg), junge Pflanzen.
4. *Lepidium virginicum* (Berlin), junge Pflanzen.
5. *Erucastrum Pollichii* (Würzburg), Kotyledonen und Laubblätter.
6. *Capsella Bursa pastoris* (Haage & Schmidt, Erfurt), junge Pflanzen.

Alle Pflanzen wurden unter Glasglocken infiziert. — Am 3. 6. zeigten sich Conidienträger auf *Sisymbrium officinale*. Die andern Pflanzen blieben dauernd gesund.

Versuchsreihe LXII.

Eingeleitet am 30. 5. 1916 mit Material von *Sisymbrium officinale* von Madretsch (Kt. Bern).

Versuchspflanzen:

1. *Sisymbrium officinale* (Haage & Schmidt, Erfurt), junge Pflanzen.
2. *Alliaria officinalis* (selbst gesammelt), Kotyledonen u. Laubblätter.
3. *Cardamine hirsuta* (Zürich), Kotyledonen und Laubblätter.
4. *Diplotaxis tenuifolia* (Bremen), Kotyledonen und Laubblätter.
5. *Draba nemorosa* var. *leiocarpa* (Lund), Kotyledoner und Laubblätter.
6. *Arabis alpina* (Haage & Schmidt, Erfurt), Kotyledonen.

Alle Pflanzen wurden unter Glasglocken infiziert. — Am 5. 6. war *Sisymbrium officinale* sehr stark erkrankt und ging infolgedessen bald zu Grunde. Die übrigen Pflanzen blieben dauernd gesund.

Versuchsreihe LXIII.

Eingeleitet am 9. 6. 1916 mit Material von *Sisymbrium officinale* von Bußwil (Kt. Bern).

Versuchspflanzen:

1. *Sisymbrium officinale* (Haage & Schmidt, Erfurt), junge Pflanzen.
2. *Brassica oleracea* (Vatter, Bern), Kotyledonen.
3. *Sinapis alba* (Vatter, Bern), Kotyledonen.
4. *Sinapis arvensis* (Haage & Schmidt, Erfurt), junge Pflanzen.
5. *Arabis Holboellii* (Zürich), Kotyledonen und Laubblätter.
6. *Arabis hirsuta* (Hohenheim), Kotyledonen.
7. *Stenophragma Thalianum* (Hohenheim), Kotyledonen u. Laubblätter.
8. *Senebiera coronopus* (Marburg), Kotyledonen und Laubblätter.
9. *Thlaspi arvense* (Bern), Kotyledonen.
10. *Turritis glabra* (Olmütz), Kotyledonen und Laubblätter.

Die Töpfe Nr. 2, 3, 4 und 9 wurden im Treibhaus, die übrigen unter Glasglocken infiziert. — Am 15. 6. zeigten sich Conidienträger auf *Sisymbrium officinale*. Die andern Pflanzen blieben dauernd gesund.

Versuchsreihe LXIV.

Eingeleitet am 21. 7. 1916 mit Material von *Sisymbrium officinale* vom Bahndamm im Wyler bei Bern.

Versuchspflanzen:

1. *Sisymbrium officinale* (Haage & Schmidt, Erfurt), junge Pflanzen.
2. *Cheiranthus Cheiri* (Vatter, Bern), Kotyledonen.
3. *Erysimum cheiranthoides* (Olmütz), junge Pflanzen.
4. *Camelina foetida* (Tabor), junge Pflanzen.
5. *Lepidium sativum* (Haage & Schmidt, Erfurt), Kotyledonen.
6. *Iberis amara* (Haage & Schmidt, Erfurt), Kotyledonen.
7. *Raphanus sativus* (Vatter, Bern), Kotyledonen.

Die Töpfe Nr. 6 und 7 wurden im Treibhaus, die übrigen unter Glas. glocken infiziert. — Am 28. 7. zeigten sich spärliche Rasen auf *Sisymbrium officinale*. Die andern Pflanzen blieben dauernd gesund.

Versuchsreihe LXV.

Eingeleitet am 22. 7. 1916 mit Material von *Sisymbrium officinale* vom Obstberg in Bern.

Versuchspflanzen:

1. *Sisymbrium officinale* (Haage & Schmidt, Erfurt), junge Pflanzen.
2. *Alyssum calycinum* (Marburg), Kotyledonen.
3. *Bunias orientalis* (Berlin), Kotyledonen.
4. *Hutchinsia alpina* (Haage & Schmidt, Erfurt), junge Pflanzen
5. *Arabis Turrita* (Berlin), Kotyledonen und Laubblätter.
6. *Lunaria rediviva* (Würzburg), Kotyledonen.

7. *Cardamine pentaphylla* (Zürich), Kotyledonen.
8. *Reseda luteola* (Haage & Schmidt, Erfurt), junge Pflanzen.
9. *Barbaraea vulgaris* (Würzburg), Kotyledonen und Laubblätter.
10. *Arabis arenosa* (Zürich), Kotyledonen und Laubblätter.
11. *Arabis albida* (Zürich), Kotyledonen und Laubblätter.
12. *Camelina sativa* (Würzburg), junge Pflanzen.
13. *Erysimum repandum* (Tabor), junge Pflanzen.
14. *Lepidium latifolium* (Berlin), junge Pflanzen.
15. *Lepidium Draba* (Marburg), Kotyledonen.

Alle Pflanzen, mit Ausnahme von Nr. 3 (diese im Treibhaus), wurden unter Glasglocken infiziert. — Am 1. 8. zeigten sich reichliche Rasen auf *Sisymbrium officinale.* Die übrigen Pflanzen blieben dauernd gesund.

Zusammenfassung: 1. Auf den zehn untersuchten Sisymbrium-Arten zerfällt die *Peronospora parasitica* in mindestens 7 Formen, welche sich hauptsächlich durch die Dimensionen der Conidien und die Form der Träger unterscheiden. Die letztern gehören ihrerseits zu 5 verschiedenen Typen. Wo die Größe der Conidien im Stiche läßt *(Sis. canescens* und *S. Sophia),* gewährt die Form der Träger hinreichende Anhaltspunkte zur Trennung der beiden Pilze.

2. Die *Peronospora* von *Sisymbrium officinale* geht nur wieder über auf *Sisymbrium officinale*, nicht aber auf *Alliaria officinalis, Alyssum calycinum, Arabis alpina, A. arenosa, A. Halleri, A. hirsuta, A. Holboellii, A. Turrita, Barbaraea vulgaris, Biscutella laevigata, Brassica oleracea, Bunias orientalis, Camelina foetida, C. sativa, Capsella Bursa pastoris, Cardamine hirsuta, C. pentaphylla, Cheiranthus Cheiri, Chorispora tenella, Diplotaxis tenuifolia, Draba nemorosa, Erucastrum Pollichii, Erysimum cheiranthoides, E. repandum, Hutchinsia alpina, Iberis amara, Lepidium Draba, L. latifolium, L. sativum, L. virginicum, Lunaria rediviva, Neslea paniculata, Raphanus Raphanistrum, R. sativus, Reseda luteola, Senebiera coronopus, Sinapis alba, S. arvensis, Sisymbrium Sophia, Stenophragma Thalianum, Thlaspi arvense* und *Turritis glabra.* — In gleicher Weise ist *Sisymbrium officinale* nicht empfänglich für den Pilz von *Alliaria officinalis, Arabis alpina, A. hirsuta, A. Turrita, Capsella Bursa pastoris, Lepidium sativum, Lunaria rediviva, Raphanus Raphanistrum, Reseda luteola, Sinapis arvensis, Thlaspi alpestre* und *Thl. perfoliatum.*

3. *Sisymbrium pannonicum* ist nicht empfänglich für den Pilz von *Arabis hirsuta, Brassica oleracea, Capsella Bursa pastoris, Raphanus Raphanistrum* und *Sinapis arvensis.*

4. *Sisymbrium Sophia* ist immun gegen den Pilz von *Alliaria officinalis, Arabis alpina, A. hirsuta, A. Turrita, Brassica oleracea, Capsella Bursa pastoris, Cheiranthus Cheiri, Raphanus Raphanistrum, Sinapis arvensis, Sisymbrium officinale, Thlaspi alpestre* und *Thl. perfoliatum.*

33. Die Form auf Stenophragma.

Untersuchtes Herbarmaterial:

Stenophragma Thalianum (L.) Cel., Champs, Rugenet près de Bevais (Ct. de Neuchâtel), 15. 4. 1914. leg. Eug. Mayor, (Herb. Mayor).

Die Rasen finden sich in lockerm Verbande auf der Unterseite der Blätter. Die Conidienträger verlassen die Spaltöffnungen

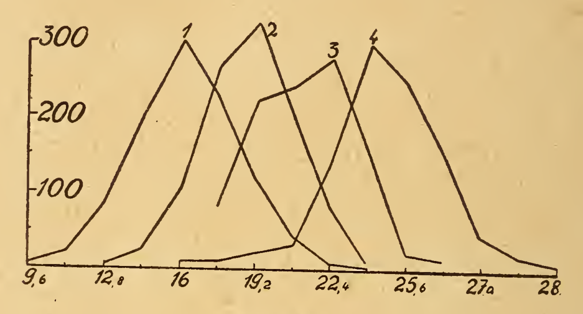


Fig. 38.

Kurve 1: Längenkurve der Conidien auf *Stenophragma Thalianum.*
Kurve 2: Längenkurve der Conidien auf *Turritis glabra.*
Kurve 3: Längenkurve der Conidien auf *Teesdalea nudicaulis.*
Kurve 4: Längenkurve der Conidien auf *Bunias orientalis.*

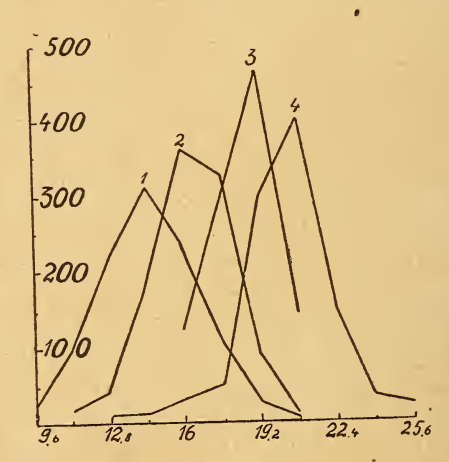


Fig. 39.

Kurve 1: Breitenkurve der Conidien auf *Stenophragma Thalianum.*
Kurve 2: Breitenkurve der Conidien auf *Turritis glabra.*
Kurve 3: Breitenkurve der Conidien auf *Teesdalea nudicaulis.*
Kurve 4: Breitenkurve der Conidien auf *Bunias orientalis.*

einzeln, erreichen durchschnittlich die Höhe von 400 μ und gehören zum Typus der *Peronospora* auf *Sisymbrium orientale* (fig. 35).

— Die Conidien sind klein, rundlich, 9—24, meist 14—19 μ lang, 9—21, meist 13—18 μ breit. Mittelwert der Längenkurve (fig. 38, Kurve 1) 16,30 μ. Mittelwert der Breitenkurve (fig. 39, Kurve 1) 14,50 μ. — Oosporen habe ich nicht gesehen.

Ebensowenig konnte ich biologische Experimente mit Conidien der *Peronospora* auf *Stenophragma Thalianum* ausführen. Aus andern Versuchsreihen steht nur fest, daß *Stenophragma* nicht infizierbar ist durch den Pilz von *Brassica oleracea, Cheiranthus Cheiri, Erucastrum Pollichii, Raphanus Raphanistrum, Sinapis arvensis* und *Sisymbrium orientale.*

34. Die Form auf Teesdalea.

Untersuchtes Herbarmaterial:

Teesdalea nudicaulis (L.) RBr., Neurode bei Liegnitz, Anfang Juli 1871, leg. Gerhardt (Herb. d. Bot. Mus. Berlin).

Der Pilz bildet auf der Unterseite der Blätter lockere Rasen. Die Conidienträger verlassen die Spaltöffnungen einzeln, erreichen durchschnittlich die Höhe von 300—400 μ und gehören zum Typus der *Peronospora* auf *Sisymbrium officinale* (fig. 34), nur sind die Gabeln länger und der größere Ast ist oft nochmals gespalten. — Die Conidien waren in dem obgenannten Exemplar nicht zahlreich genug vorhanden, als daß ich die gewohnten 1000 Messungen hätte ausführen können. Die Kurven für die Länge (fig. 38, Kurve 3) und die Breite (fig. 39, Kurve 3) und die daraus berechneten Mittelwerte von 21,25 μ für die Länge und 18,62 μ für die Breite stützen sich daher nur auf 100 Messungen. — Ich habe das Material seiner Seltenheit und Spärlichkeit wegen nicht auf Oosporen untersuchen können. Ebensowenig fand die Pflanze in Versuchsreihen Verwendung.

35. Die Formen auf Thlaspi.

Untersuchtes Herbarmaterial:

1. *Thlaspi alpestre* L., Tabor (Böhmen), 6. 5. 1904, leg. Fr. Bubák, (Sydow, Phycom. et Protom. 216).
2. *Thlaspi arvense* L., Champs à Lignières, 23. 8. 1913, leg. Eug. Mayor (Herb. Mayor) und Meißen, 6. 6. 1903, leg. W. Krieger (Krieger, fungi saxonici 1790).
3. *Thlaspi perfoliatum* L., Champs près du Lac de St. Blaise (Ct. de Neuchâtel), 2. 5. 1909, leg. Eug. Mayor (Herb. Mayor).

Auf *Thlaspi alpestre* bildet der Pilz lockere, sammetartige Rasen, die sich besonders an Stengeln und Blättern vorfinden. Die Conidienträger verlassen die Spaltöffnungen einzeln und sind sehr klein, höchstens 120—250 μ hoch. Ihre Form ist ersichtlich

aus fig. 40. Die Conidien sind ellipsoidisch, 14–27, meist 19—24 μ lang, 12—23, meist 16—19 μ breit. Mittelwert der Längenkurve (fig. 40, Kurve 2) 20,81 μ. Mittelwert der Breitenkurve (fig. 42, Kurve 2) 18,13 μ. Oosporen habe ich nicht gesehen.

Auf *Thlaspi arvense* bildet der Pilz lockere Rasen, die fleckenweise die Unterseite der Blätter bedecken, sich auch an Stengeln und Früchten vorfinden, an den Stengeln blasige Auftreibungen und an den Schoten abnorme Vergrößerungen verursachen. Die Conidienträger verlassen die Spaltöffnungen zu 1—3, erreichen durchschnittlich die Höhe von 250—400, meist 300 μ und gehören zum Typus der *Peronospora* auf *Thlaspi alpestre* (fig. 40). Doch sind die Äste sparriger, 4—5fach verzweigt; ausnahmsweise finden sich deutliche Anklänge an *Arabis alpina*



Fig. 40.
Conidienträger der *Peronospora* auf *Thlaspi alpestre* (Vergr. 130).

(fig. 7), wie überhaupt *Thlaspi arvense* in seinen Conidienträgern beinahe die größte Variabilität aufweist. — Die Conidien sind rundlich und in ihrer Länge stark schwankend, 17—32, meist 24—29 μ lang, 14—26, meist 18—22 μ breit. Mittelwert der Längenkurve (fig. 41, Kurve 3) 25,45 μ. Mittelwert der Breitenkurve (fig. 42, Kurve 3) 20,13 μ. — Der mittlere Durchmesser der Oogone beträgt 54—59 μ, derjenige der Oosporen 35—37 μ.

Auf *Thlaspi perfoliatum* bildet der Pilz ziemlich dichte Rasen, die die Unterseite der Blätter und die Stengel vollständig bedecken. Die Conidienträger verlassen die Spaltöffnungen meist zu 6—8, erreichen durchschnittlich die Höhe von 250—300 μ und gehören zum Typus der *Peronospora* auf *Sisymbrium orientale* (fig. 35). — Die Conidien sind rundlich, 12—27, meist 16—21 μ lang, 11—19, meist 16—18 μ breit. Mittelwert der Längenkurve

(fig. 41, Kurve 1) 18,84 μ. Mittelwert der Breitenkurve (fig. 42, Kurve 1) 16,34 μ. — Die Dauersporen finden sich in vergilbten Blättern massenhaft. Der mittlere Durchmesser der Oogone beträgt meistens 43—48 μ, derjenige der Oosporen 30—34 μ.

Zu Infektionsversuchen besaß ich Conidien der *Peronospora* auf *Thlaspi alpestre* und auf *Thl. perfoliatum*, jedoch von beiden Pflanzen keine Keimlinge. Die Thlaspi-Exemplare, die in den

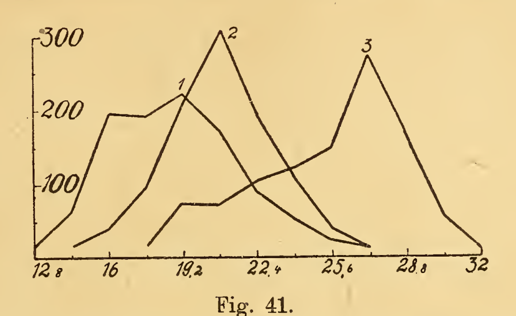


Fig. 41.

Kurve 1: Längenkurve der Conidien auf *Thlaspi perfoliatum*.
Kurve 2: Längenkurve der Conidien auf *Thlaspi alpestre*.
Kurve 3: Längenkurve der Conidien auf *Thlaspi arvense*.

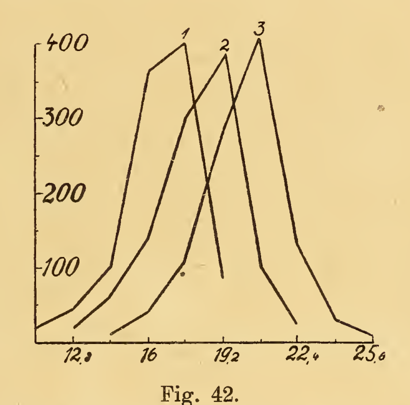


Fig. 42.

Kurve 1: Breitenkurve der Conidien auf *Thlaspi perfoliatum*.
Kurve 2: Breitenkurve der Conidien auf *Thlaspi alpestre*.
Kurve 3: Breitenkurve der Conidien auf *Thlaspi arvense*.

nachstehenden Reihen vorkommen, stammen also aus dem Freien, immerhin von Standorten, die keine kranken Individuen aufwiesen. Selbstverständlich hielt ich zahlreiche Kontrollpflanzen. Obschon dieselben einen ganzen Monat lang gesund blieben (nachher gingen sie freilich zu Grunde) so veranlassen mich doch gewisse Eigentümlichkeiten in der Art des Auftretens der Conidienträger, in der Bewertung der Infektionen eine außerordentliche Vorsicht walten

zu lassen. Die Richtigkeit der negativen Resultate halte ich dagegen infolge der guten Keimfähigkeit des Materials für feststehend.

Versuchsreihe LXVI.

Eingeleitet am 27. 4. 1916 mit Material von *Thlaspi alpestre* aus Perreux bei Boudry (Ct. Neuenburg).

Versuchspflanzen:

1. *Thlaspi alpestre*, blühende Pflanzen aus dem Freien.
2. *Thlaspi perfoliatum*, junge Pflanzen aus dem Freien.
3. *Matthiola incana* (Bukarest), Kotyledonen und Laubblätter.
4. *Lepidium virginicum* (Berlin), junge Pflanzen.
5. *Barbaraea vulgaris* (Würzburg), junge Pflanzen.
6. *Arabis hirsuta* (Marburg), Kotyledonen und Laubblätter.
7. *Erucastrum Pollichii* (Würzburg), Kotyledonen und Laubblätter.
8. *Arabis Turrita* (Berlin), Kotyledonen und Laubblätter.
9. *Camelina sativa* (Würzburg), junge Pflanzen.
10. *Brassica oleracea* (Vatter, Bern), Kotyledonen.

Die Töpfe Nr. 1 und 2 waren nach Verfahren 3, die Töpfe Nr. 3—9 nach Verfahren 1 und *Brassica oleracea* nach Verfahren 2 infiziert. — Am 4. 5. zeigten sich zahlreiche Conidienträger an den bodenständigen Blättern und an den Blättern von *Thlaspi alpestre*. Die übrigen Pflanzen blieben dauernd gesund.

Versuchsreihe LXVII.

Eingeleitet am 10. 5. 1916 mit Material von *Thlaspi alpestre* vom selben Standort wie die vorhergehende Reihe.

Versuchspflanzen:

1. *Alyssum calycinum* (Marburg), junge Pflanzen.
2. *Alyssum maritimum* (Marburg), Kotyledonen und Laubblätter.
3. *Arabis arenosa* (Zürich), Kotyledonen und Laubblätter.
4. *Arabis Halleri* (Marburg), junge Pflanzen.
5. *Arabis Holboellii* (Zürich), Kotyledonen und Laubblätter.
6. *Cheiranthus Cheiri* (Vatter, Bern), Kotyledonen.
7. *Chorispora tenella* (Würzburg), Kotyledonen und Laubblätter.
8. *Lepidium campestre* (München), junge Pflanzen.
9. *Thlaspi arvense* (Bern), Kotyledonen.
10. *Thlaspi alpestre* (blühende Pflanzen aus dem Freien).

Die Töpfe Nr. 1—5 und 7—8 wurden nach Verfahren 1, die Töpfe Nr. 6 und 9 nach Verfahren 2 und Topf Nr. 10 nach Verfahren 3 infiziert. — Am 17. 5. zeigte sich eine deutliche Infektion auf den bodenständigen Blättern von *Thlaspi alpestre*. Die übrigen Pflanzen blieben dauernd gesund.

Versuchsreihe LXVIII.

Eingeleitet am 11. 5. 1916 mit demselben Material von *Thlaspi alpestre* wie die vorhergehende Reihe.

Versuchspflanzen:

1. *Thlaspi alpestre* (blühende Pflanzen aus dem Freien).

2. *Arabis alpina* (Haage & Schmidt, Erfurt), Kotyledonen.
3. *Biscutella laevigata* (Hohenheim), junge Pflanzen.
4. *Lepidium ruderale* (Bremen), junge Pflanzen.
5. *Lepidium latifolium* (Berlin), Kotyledonen und Laubblätter.
6. *Neslea paniculata* (Marburg), junge Pflanzen.
7. *Bunias orientalis* (Berlin), Kotyledonen.
8. *Diplotaxis tenuifolia* (Bremen), junge Pflanzen.
9. *Draba nemorosa* var. *leiocarpa* (Lund), junge Pflanzen.
10. *Sisymbrium officinale* (Haage & Schmidt, Erfurt), Kotyledonen und Laubblätter.
11. *Sisymbrium Sophia* (Haage & Schmidt, Erfurt), junge Pflanzen.

Versuchspflanze 1 wurde nach Verfahren 3, die übrigen wurden unter Glasglocken infiziert. — Am 18. 5. waren 2 grundständige Blätter von *Thlaspi alpestre* erkrankt. Die übrigen Pflanzen blieben dauernd gesund.

Versuchsreihe LXIX.

Eingeleitet am 10. 5. 1916 mit Material von *Thlaspi perfoliatum*, gesammelt an Feldwegen zwischen Yverdon und Chamblon (Ct. Waadt).

Versuchspflanzen:

1. *Thlaspi perfoliatum* (junge Pflanzen aus dem Freien).
2. *Thlaspi arvense* (Bern), Kotyledonen.
3. *Thlaspi alpestre* (blühende Pflanzen aus dem Freien).
4. *Sinapis arvensis* (Haage & Schmidt, Erfurt), Kotyledonen.
5. *Reseda luteola* (Haage & Schmidt, Erfurt), Kotyledonen und Laubblätter.
6. *Arabis hirsuta* (Marburg), Kotyledonen und Laubblätter.
7. *Iberis amara* (Haage & Schmidt, Erfurt), Kotyledonen und Laubblätter.
8. *Draba nemorosa* var. *leiocarpa* (Lund), junge Pflanzen.
9. *Brassica oleracea* (Vatter, Bern), Kotyledonen.

Die Töpfe Nr. 1 und 3 wurden nach Verfahren 3, die Töpfe Nr. 2, 4 und 9 nach Verfahren 2 und die übrigen nach Verfahren 1 infiziert. — Am 16. Mai fingen die bodenständigen Blätter von *Thlaspi perfoliatum* an zu vergilben und zeigten am 18. reichliche Conidienträger-Rasen. Die andern Pflanzen blieben dauernd gesund.

Versuchsreihe LXX.

Eingeleitet am 10. 5. 1916 mit Material von *Thlaspi perfoliatum* vom Seeufer zwischen Grandson und Onens (Ct. Waadt).

Versuchspflanzen:

1. *Thlaspi perfoliatum* (junge Pflanzen aus dem Freien).
2. *Chorispora tenella* (Würzburg), Kotyledonen und Laubblätter.
3. *Lepidium sativum* (Haage & Schmidt, Erfurt), krautige Pflanzen.
4. *Hutchinsia alpina* (Haage & Schmidt, Erfurt), Kotyledonen und Laubblätter.

5. *Capsella Bursa pastoris* (Haage & Schmidt, Erfurt), junge Pflanzen.
6. *Sisymbrium Sophia* (Haage & Schmidt, Erfurt), junge Pflanzen.
7. *Sisymbrium officinale* (Haage & Schmidt, Erfurt), Kotyledonen und Laubblätter.
8. *Arabis Turrita* (Berlin), Kotyledonen und Laubblätter.
9. *Matthiola incana* (Bukarest), Kotyledonen und Laubblätter.
10. *Barbaraea vulgaris* (Würzburg), junge Pflanzen.
11. *Erucastrum Pollichii* (Würzburg), Kotyledonen und Laubblätter.

Alle Pflanzen mit Ausnahme von *Thlaspi perfoliatum* (diese nach Verfahren 3) wurden unter Glasglocken infiziert. — Am 18. 5. zeigten sich spärliche Conidienträger auf den grundständigen Blättern von *Thlaspi perfoliatum.* Die übrigen Pflanzen blieben dauernd gesund.

Versuchsreihe LXXI.

Eingeleitet am 11. 5. 1916 mit demselben Material von *Thlaspi perfoliatum* wie die vorhergehende Reihe.

Versuchspflanzen:

1. *Thlaspi perfoliatum* (blühende Pflanzen aus dem Freien).
2. *Arabis alpina* (Haage & Schmidt, Erfurt), Kotyledonen.
3. *Arabis arenosa* (Zürich), Kotyledonen und Laubblätter.
4. *Arabis Halleri* (Marburg), junge Pflanzen.
5. *Berteroa incana* (Würzburg), Kotyledonen und Laubblätter.
6. *Eruca sativa* (Haage & Schmidt, Erfurt), Kotyledonen.
7. *Cardamine hirsuta* (Zürich), Kotyledonen und Laubblätter.
8. *Diplotaxis tenuifolia* (Bremen), junge Pflanzen.
9. *Lepidium campestre* (München), krautige Pflanzen.
10. *Sinapis alba* (Vatter, Bern), Kotyledonen.
11. *Erysimum cheiranthoides* (Olmütz), Kotyledonen und Laubblätter.
12. *Lunaria biennis* (Berlin), Kotyledonen und Laubblätter.

Die Töpfe Nr. 6 und 10 wurden im Treibhaus, die übrigen, mit Ausnahme von *Thlaspi perfoliatum* (diese im Conidienschlamm), unter Glasglocken infiziert. — Am 18. 5. zeigten sich vereinzelte Conidienträger auf einigen bodenständigen Blättern von *Thlaspi perfoliatum.* Die übrigen Pflanzen blieben dauernd gesund.

Zusammenfassung: 1. Auf den 3 untersuchten Thlaspi-Arten kommen 3 besondere Formen der *Peronospora parasitica* vor, die in erster Linie durch die Größe der Conidien voneinander abweichen.

2. Der Pilz von *Thlaspi alpestre* geht nur wieder über auf *Thlaspi alpestre*, nicht aber auf *Alyssum calycinum, A. maritimum, Arabis alpina, A. arenosa, A. Halleri, A. hirsuta, A. Holboellii, A. Turrita, Barbaraea vulgaris, Biscutella laevigata, Brassica oleracea, Bunias orientalis, Camelina sativa, Cheiranthus Cheiri, Chorispora tenella, Diplotaxis tenuifolia, Draba nemorosa, Erucastrum Pollichii, Lepidium campestre, L. latifolium, L. ruderale, L. sativum, Matthiola incana, Neslea paniculata, Sisymbrium officinale, S. Sophia, Thlaspi arvense* und *Thl. perfoliatum.*

3. Die *Peronospora* auf *Thlaspi perfoliatum* geht nur wieder über auf *Thlaspi perfoliatum*, nicht aber auf *Arabis alpina, A. arenosa, A. Halleri, A. hirsuta, A. Turrita, Barbaraea vulgaris, Berteroa incana, Brassica oleracea, Capsella Bursa pastoris, Cardamine hirsuta, Chorispora tenella, Diplotaxis tenuifolia, Draba nemorosa, Eruca sativa, Erucastrum Pollichii, Erysimum cheiranthoides, Hutchinsia alpina, Iberis amara, Lepidium campestre, L.*



Fig. 43.
Conidienträger der *Peronospora* auf *Turritis glabra* (Vergr. 130).

sativum, Lunaria biennis, Matthiola incana, Reseda luteola, Sinapis alba, S. arvensis, Sisymbrium officinale, S. Sophia, Thlaspi arvense, und *Thl. perfoliatum.*

36. Die Form auf Turritis.

Untersuchtes Herbarmaterial:

Turritis glabra L., Königstein, Mai und Juni 1890, leg. W. Krieger (Krieger, fungi saxonici 845).

Die Rasen sind sehr locker und bedecken weithin die Unterseite der Blätter. Die Conidienträger verlassen die Spaltöffnungen zu 1—5 und erreichen durchschnittlich die Höhe von 250—300 μ. Ihre Form ist ersichtlich aus fig. 43. — Die Conidien sind rundlich, 12—24, meist 16—21 μ lang, 11—21, meist 14—18 μ breit. Mittelwert der Längenkurve (fig. 38, Gruppe 2) 18,94 μ. Mittelwert der Breitenkurve (fig. 39, Kurve 3) 16,37 μ. — Oosporen habe ich nicht gesehen.

Ebensowenig besaß ich Conidien zu Infektionsversuchen. Aus andern Versuchsreihen steht nur fest, daß *Turritis glabra* immun ist gegen den Pilz von *Arabis alpina, A. hirsuta, A. Turrita, Brassica oleracea, Capsella Bursa pastoris, Cheiranthus Cheiri, Erucastrum Pollichii, Raphanus Raphanistrum, Sinapis arvensis* und *Sisymbrium officinale.*

2. Teil.

Diskussion der Ergebnisse.

Überblicken wir die Ausführungen des 1. Teiles, so können wir seine Ergebnisse in vier Kategorien gruppieren, welch letztere sich beziehen auf die Skulpturen und den Durchmesser der Dauersporen, auf die Form und die Größe der Conidienträger, auf die Dimensionen der Conidien und endlich auf die biologischen Verhältnisse.

Was die Oogone anbetrifft, so sind sie in ihren Formen und Dimensionen von Pflanze zu Pflanze verschieden. Doch überall ist ihre Wand dick, mehrschichtig, und sie fällt daher nach der Sporenreife nicht zusammen. Es scheint mir nachträglich, als hätte sie nicht bei allen Wirten dieselbe Mächtigkeit besessen; da ich es aber unterließ, darauf spezielle Rücksicht zu nehmen, so müßte dieser Punkt erst noch besonders nachgeprüft werden. — Der mittlere Durchmesser der Oogone beträgt 35—64 μ, eine Schwankung, die man im Vergleich zu derjenigen der Conidien klein nennen darf. Dennoch können diese Dimensionen nicht zu systematischen Zwecken verwendet werden, da sich fast in jedem Blatt Oogone von allen möglichen Formen und Größen vorfinden, offenbar in Anpassung an den verfügbaren Raum in der Wirtszelle.

Der umgekehrte Fall liegt vor bei den Oosporen. Freilich betragen auch hier die extremen Durchmesser 24 und 47 μ, d. h. die Variationsbreite ist fast so groß wie bei den Oogonen. Die überwältigende Mehrheit der notierten Durchmesser liegt aber zwischen 27 und 35 μ, also auf sehr schmalem Raum. Innerhalb dieser Grenzen können durch weitgehende statistische Messungen, wie ich sie für die Conidien ausgeführt habe, wohl kaum tiefergreifende Differenzen herausgebracht werden. Die Durchmesser der meisten Oosporen der *Peronospora* auf *Brassica oleracea, Camelina microcarpa, Neslea paniculata* usw. schwanken zwar zwischen

27 und 29 μ, während ich für diejenigen auf *Calepina irregularis, Lunaria rediviva, Sisymbrium Sophia* 32—35 μ, für die auf *Thlaspi arvense* sogar 35—37 μ konstatierte. Doch sind diese Extreme verbunden durch mediane Typen, z. B. diejenigen auf *Thlaspi alpestre.* Auch dann aber, wenn sich wirklich durch spezielles Studium konstante Größendifferenzen herausbringen ließen, welche sich sogar zu gleitenden Reihen anordnen könnten, so wäre erst noch die Frage der Beeinflussung durch den Standort und durch die lokalen Umstände in den verschiedenen Teilen der Wirtspflanze nachzuprüfen.

Neben der Größe der Oosporen besitzt auch ihre Oberflächengestaltung systematischen Wert. Das Epispor war bei dem untersuchten Material meist glatt oder nur durch wenige unregelmäßige Falten gegliedert, und entspricht also durchwegs der Diagnose der Schröter'schen Gruppe der *Leiothecae* (1889, p. 243).

Vergleichen wir dieses Ergebnis mit dem Verhalten anderer Peronospora-Arten, so kommen wir zu einem für unsere Spezies sehr günstigen Resultat. Für *Peronospora Dianthi* de By. gibt Schröter (1889, p. 243) an, daß die Oosporen in *Melandryum noctiflorum* mit entfernt stehenden starken Warzen, in *Agrostemma Githago* aber mit flachen, dicht stehenden Warzen besetzt seien. Für *Peronospora Viciae* (Berkeley) de By. besitzen wir eine Beobachtung von de Bary (1863, s. 113), daß die Oosporenleisten bei der Untergattung *Ervum* höher und schärfer zu sein pflegen, als bei den übrigen Arten von *Vicia* und *Lathyrus*. Für *Peronospora Herniariae* de By. beschreibt de Bary (1863, p. 120) ebenfalls eine zwiefache Struktur der Oosporen. Gegenüber solch tiefgreifenden Verschiedenheiten fallen die kleinen Unstimmigkeiten in den Dimensionen der Oosporen von *Peronospora parasitica* nicht ins Gewicht, sodaß der einheitliche Charakter dieser Spezies, soweit er sich wenigstens auf die Oosporen bezieht, vollständig und in jeder Hinsicht gewahrt bleibt.

Umso größer ist die Formenfülle, die von den Conidienträgern entwickelt wird. Zwar besitzen auch sie gemeinsame Züge, nämlich die dichotome Verzweigung und eine gewisse zangen- oder sigmaförmige Krümmung der Endgabeln. Innerhalb der Grenzen, die durch diese beiden Merkmale gesteckt sind, varieren sie aber sowohl in der Form der Gabeln und der Häufigkeit der Verzweigung als in der Höhe der Bäumchen sehr weitgehend.

Über die Formenmannigfaltigkeit der Gabeln geben die fünfzehn reproduzierten Conidienträger ein ungefähres Bild. Der Kürze halber bezeichne ich jeweils die Typen nach den Wirtspflanzen, von denen das betreffende Untersuchungsmaterial herstammte. Es ist damit nicht gesagt, daß diese Typen nun gerade dort besonders scharf ausgebildet seien, sondern nur, daß sie mir dort zum ersten Mal begegneten. Die Benennungsart gründet sich also einzig auf den Werdegang dieser Arbeit und enthält keinerlei Urteil über die Reinheit des Vorkommens jener Form.

Die Eigentümlichkeit der Conidienträger auf *Alliaria offi-*

cinale (fig. 1) und die Berechtigung ihrer Abtrennung als besonderer Typus springt ohne weiteres in die Augen. Die Äste sind sparrig und gehen unter großem Winkel vom Stamme ab. Die Gabeln stehen fast senkrecht aufeinander und sind nur schwach gekrümmt. Ihre durchschnittliche Länge beträgt 16—20 μ. (Die Länge messe ich in gerader Linie von der Verzweigungsstelle der Gabeln bis zur Spitze des betreffenden Gabelastes. Bei starker Krümmung wird in der Weise der Straßenmessungen auf Landkarten ein entsprechender Zuschlag eingerechnet.)

Einen ganz andern Eindruck erwecken uns die Conidienträger der *Peronospora* auf *Alyssum calycinum* (fig. 4), bei der zwar die Äste auch sparrig sind und rechtwinklig abgehen; der Unterschied liegt vielmehr in den Endgabeln. Während diese bei *Alliaria officinalis* fast gerade vom Verzweigungspunkt ausstrahlen, sind sie bei *Alyssum* stark gekrümmt und neigen sich zangenförmig gegeneinander. Auch da, wo der kürzere Ast auswärts gekrümmt ist, weist das Bild einen ganz neuen Charakterzug auf; dieser besteht darin, daß der längere Ast in der Richtung des Zweiges weitergeht und erst halb oben sich umbiegt, während bei *Alliaria* die ganze Gabel gegenüber der Astaxe um 45° nach rückwärts gedreht erscheint. Schließlich fällt die massive Dicke aller Trägerteile auf. Die Länge der Gabeln beträgt auch hier im Mittel 20 μ.

Zu diesen Typen steht in schroffem Gegensatz die *Peronospora* auf *Arabis alpina* (fig. 7), deren Bild bestimmt wird durch eine schlaffe Undifferenziertheit ihrer Formen. Die Äste und Zweige neigen sich mehr oder weniger gegen den Stamm hin und gehen nach und nach in müden Linien in die Gabeln über. Erst diese besitzen einen charakteristischen Zug, nämlich die hakige Umbiegung der Ansatzstelle der Conidien. Die Länge der beiden Gabeläste, besonders des kürzern, ist sehr verschieden. Bei dem größern schwankt sie von 30—80 μ und mag im Mittel 50—60 μ betragen. Bei den kleinern geht sie regellos von 20—80 μ und ändert von Fall zu Fall.

Wieder einen andern Typus finden wir vertreten durch die Conidienträger der *Peronospora* auf *Camelina sativa* (fig. 12), deren dichotome Verzweigung sich unter gleichmäßig spitzem Winkel vollzieht. Mit diesem Typus wird die Reihe jener Formen eingeleitet, die ich als den Mittelschlag bezeichnen möchte. Wenn man diese Formen gegeneinander hält, so zeigen sie alle ihre kleinen Besonderheiten, die dem Gesamtbild einen persönlichen Zug aufprägen. Sobald man aber die Details in Worte fassen will, so zerrinnen sie einem unter den Händen. So auch hier. Was diese Träger auszeichnet, ist vor allem die Kürze ihrer Gabeln (im Mittel 20—30 μ); dann auch haben wir hier zum ersten Mal die Andeutung einer durchgehenden sigmaförmigen Gabelkrümmung. Sie ist zwar noch schwankend, nur wenig entwickelt und erweckt daher den Eindruck der Unfertigkeit.

Dazu in Gegensatz steht der nächstfolgende Typus, vertreten durch die *Peronospora* auf *Capsella Bursa pastoris* (fig. 13). —

Die Krone ist licht und weit und nimmt einen viel größern Prozentsatz der Gesamthöhe des Bäumchens ein als das z. B. bei *Camelina sativa* der Fall ist. An Stelle der Schlankheit tritt daher eine gewisse Wuchtigkeit. Die Gabeln sind groß, oft prägnant sigmaförmig ausgebildet, wenn auch der spitze Winkel, unter dem die Gabeläste stehen, und die häufig nochmalige Verzweigung des kürzern oder sogar beider Äste dieses Merkmal nicht immer zum Vorschein kommen lassen. Sie schwanken in ihrer Länge recht stark, etwa von 30 – 80 μ. Doch sind sie gegenüber der gleich langen *Arabis alpina* viel massiver und anscheinend tragfähiger, ein Zug, der in noch schärferer Weise beim nächsten Typus ausgeprägt ist.

Dieser wird vertreten durch die *Peronospora* auf *Isatis tinctoria* (fig. 22) und leitet die Reihe der Zwergformen ein. Die Bäumchen sind gedrungen und besitzen auf einem 25 μ dicken oder noch mächtigern Stamm eine regellos auseinanderstrebende Krone, die ihrerseits oft mehr als die Hälfte der Bäumchenhöhe einnimmt. Die Gabeln stimmen durch ihre schwankende Undifferenziertheit mit *Camelina sativa* überein; doch werden diese beiden Typen wegen der so ganz andern Proportionen wohl kaum miteinander verwechselt werden können.

Die Gruppe der Zwergformen findet einen weitern Vertreter in den Conidienträgern der *Peronospora* auf *Lepidium virginicum* (fig. 23), die auf schmächtigen, oft nur 12 μ dicken Stämmchen eine ebenso juvenile Krone emporheben. Die Gabeln sind im Prinzip meist zangenförmig, wobei der kürzere Gabelast oft in der Richtung der Zweigaxe weitergeht. Was diesen Gabeln als Eigentümlichkeit zukommt, das ist die dreieckförmige Erweiterung ihrer Verzweigungsstelle, sodaß die beiden Äste aus breiter Basis hervorsprießen und dem ganzen eine abgeschlossene Rundung verleihen.

Eine dritte „Zwergform" lernen wir kennen in den Trägern der *Peronospora* auf *Lunaria redivira* (fig. 24). Hier ist der Zangen-Typus am schönsten ausgebildet. Die Krone ist gewöhnlich groß, üppig, die Zweige gehen unter mehr oder weniger spitzem Winkel vom Stamme ab und teilen sich dann zu wiederholten Malen. Die Gabeläste sind stark geschwungen, oft zum zweiten Mal geteilt und meist 50—90 μ lang. Die Zwergform ist hier nicht absolut charakteristisch, da in andern Materialien hochgestielte, beinahe schlanke Bäumchen auftreten. Der abgebildete Träger wäre demnach als Kümmerform oder Hemmungserscheinung anzusprechen. Immerhin bleibt diesem Typus das Merkmal der weit ausholenden, zangenförmigen Gabeln.

Im Gegensatz zu diesen langarmigen Formen gehört der folgende Typus, nämlich die *Peronospora* auf *Roripa islandica* (fig. 27), wegen der grazilen Bauart seiner Träger zu den schönsten unter den von mir beobachteten Formen. Die Äste gehen in spitzem Winkel vom Stamme ab und verzweigen sich in gleichem Maße weiter. Die Gabeln erinnern in ihrer rechtwinkligen Starrheit an die *Peronospora* auf *Alliaria officinalis;* nur sind sie länger und meist weniger gekrümmt und nicht, wie diese, gegenüber der

Zweigaxe um 45° gedreht. Der größere Gabelast setzt sich vielmehr in der Richtung des Zweiges fort. Dabei schwellen die Gabeln und die Äste ähnlich wie bei *Lepidium virginicum* an den Verzweigungsstellen dreieckförmig an und laufen dann langsam, und das ist ein eigenartiger Zug, gegen das Ende hin spitz aus. Die beiden Gabeläste stehen meist rechtwinklig aufeinander, wobei der kürzere oder selbst beide nochmals geteilt sein können. Der größere Ast ist meist 30—40 μ lang, während der kleinere stark schwankt.

Die nächstfolgende Form, nämlich die *Peronospora* auf *Sisymbrium canescens* (fig. 32) führt uns wieder an den Anfang unserer Charakeristiken zurück, nämlich zu *Alyssum calycinum.* Sie hat mit ihr den Zug der Dicke der Gabeläste gemeinsam, weicht dagegen in erster Linie dadurch ab, daß die Gabeln häufig nicht zangenförmig gegeneinander gebogen sind, sondern sigmaförmig auseinanderstreben, wobei sehr oft Äste auftreten, die leer auslaufen, d. h. sich an ihrem Ende nicht zu einer Gabel verzweigen.

Nah verwandt mit diesem Typus ist ein anderer auf *Sophia intermedia* (fig. 33). Auch dort sind die Gabeln relativ dick. Dafür sind sie sehr klein, gewöhnlich nur 10—15 μ lang, weisen aber recht oft sigmaförmige Figuren auf. Wo eine Abweichung von der sigmaförmigen Gabelung stattfindet, haben wir meist Anklänge an das rechtwinklige System der *Alliaria officinalis.* Der Gesamteindruck des Trägers wird dadurch bestimmt, daß die Krone sich sehr regelmäßig aufbaut und daß die Äste vor ihrer Verzweigung und besonders an der Abgangsstelle der Gabeln nicht ohne weiteres in diese übergehen, sondern keulenförmig anschwellen und durch eine besondere Wand abgegrenzt erscheinen.

Von diesen zwei Sisymbrium-Typen weicht ein dritter auf *Sisymbrium officinale* beträchtlich ab. Auf der Zeichnung (fig. 34) ist zwar das ganze Bäumchen etwas zu schmächtig geraten; sie sind in natura kräftiger und besitzen vor allem den Charakterzug, daß sie in der Form sehr stark schwanken. Was ihre Eigentümlichkeit bedingt, ist das häufige Auftreten der zangenförmigen Gabeln. Sehr oft finden wir auch Ansätze zur Sigmaform. Nur ist dann der längere Ast nicht auswärts, sondern einwärts gebogen, ähnlich wie das bei *Lunaria rediviva* der Fall war. Der Habitus der einzelnen Gabeln erinnert überhaupt recht häufig an diese Form, nur sind sie natürlich viel kleiner, meist nur 25—40 μ lang. Auch tritt die scharfe Umbiegung am Ende der Gabeläste nicht immer so deutlich zu Tage.

Der vierte Sisymbrium-Typus ist derjenige auf *Sisymbrium orientale* (fig. 35). Er geht in denjenigen von *Capsella Bursa pastoris* über und läßt sich in praxi nur schwer von ihm unterscheiden. Ich habe ihn hauptsächlich hergezeichnet, um darzutun, wie stark sich die Grenzen zwischen den „Mittelformen“ verwischen. Als Tendenz, die von *Capsella* abweicht, mag die Eigentümlichkeit erwähnt sein, daß die Sigmaform gegenüber *Capsella* eher zurücktritt, indem der längere Gabelast ähnlich wie bei

Sisymbrium officinale oft einwärts gebogen ist. In den übrigen Merkmalen stimmen sie aber vollständig miteinander überein.

Die vorletzte Form, vertreten durch die *Peronospora* auf *Thlaspi alpestre* (fig. 40), fällt auf durch den gleichmäßigen Rythmus ihrer Linienführung. Sie ist der Typus, der in seinen Gabeln am besten den offiziellen Vorstellungen der *Peronospora parasitica* entspricht, indem sie mit der Alfred Fischer'schen Figur (1892, fig. 73 g) restlos übereinstimmt. Auch sie besitzt, ähnlich wie *Sisymbrium canescens*, das Bestreben, leer auslaufende Äste zu bilden, d. h. solche, die nicht in einer Gabel endigen.

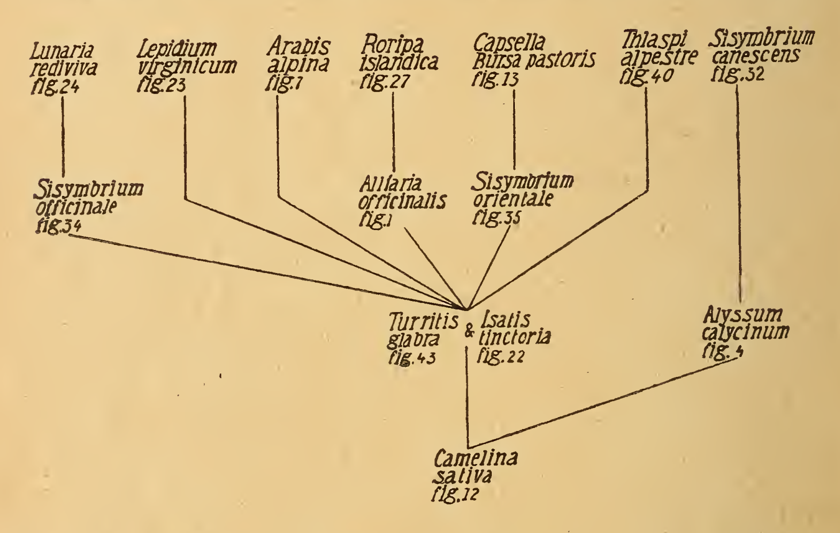
Der letzte Typus endlich stammt von *Turritis glabra* (fig. 43). Er ist so recht eine Mittelform, geht von der *Peronospora* auf *Camelina sativa* zu derjenigen auf *Sisymbrium officinale* über und, wenn ihre Gabeläste länger wären, zu der auf *Sisymbrium orientale* und auf *Capsella Bursa pastoris*. Neben richtig sigmaförmig geschwungenen Gabeln finden wir andere, die durch ihre Undifferenziertheit mit *Camelina* übereinstimmen oder die durch rechtwinklige Starrheit an *Roripa islandica* gemahnen, auch wenn sie wegen ihrer Klotzigkeit nie mit ihr verwechselt werden können.

Vergleichen wir nun diese 15 Typen miteinander, so ergeben sich, und ich habe das schon bei der Beschreibung von *Thlaspi alpestre* angedeutet, starke Abweichungen von der konventionellen Trägergestalt der *Peronospora parasitica*, wie sie auch Migula (1910, Tafel 2 V, fig. 3) entsprechend unserer Form auf *Camelina sativa* abbildet, Abweichungen, die zum Teil über die Rahmen des alten Speziesbegriffes hinauszugehen scheinen. Dabei finden sich aber fast immer Übergänge von Form zu Form. Diese äußern sich vor allem darin, daß die Charaktere der extremen Typen, nämlich, in Bezug auf die Endgabeln, die Zangen- und die Sigmaform, durch mancherlei Zwischenformen ineinander überfließen. Derartige allmähliche Ausgleichungen kann man unter Umständen schon an den einzelnen Trägern beobachten, z B. an denjenigen auf *Turritis glabra* (fig. 43) und auf *Sisymbrium orientale* (fig. 35). In ähnlicher Weise sind auch die Rasen selten ganz rein, sondern enthalten manchmal Vertreter von verschiedenen Typen. Dabei ist klar, daß diese Verwischung bei denjenigen Formen am unangenehmsten zu Tage tritt, bei denen ohnehin ihre geringe Charakterisiertheit die Abgrenzung erschwert, während umgekehrt bei Typen, die eine Sonderstellung einnehmen, z. B. denjenigen auf *Alliaria officinalis, Lepidium virginicum, Lunaria rediviva* und *Roripa islandica* die Frage der Zugehörigkeit des Rasens ohne weiteres entschieden werden kann.

Alle diese Verhältnisse lassen den Gedanken nahetreten, ob es nicht möglich wäre, die 15 Trägerformen systematisch zu gliedern und ihre nähern oder entfernten Beziehungen mit Hilfe einer stammbaumähnlichen Figur zu veranschaulichen. Ein solcher Versuch findet sich in der untenstehenden Tabelle. Dabei möchte ich aber betonen, daß dieser „Stammbaum" absolut keinen genealogischen oder phylogenetischen Beigeschmack besitzen soll; er will einzig einen möglichen klaren, knappen und übersichtlichen Aus-

druck für die morphologischen Ähnlichkeiten darstellen. (Siehe die Tabelle p. 104).

Aus Gründen, die ich weiter unten darlegen werde, nahm ich bei der Aufstellung dieser Tabelle einzig Rücksicht auf die Form der Gabeln und ließ also Verzweigungsart, Dicke und Höhe der Stämme außer Acht. Die Anordnung des Ganzen ist klar. Ich wählte als Ausgangspunkt die *Peronospora* auf *Camelina sativa*, und zwar deshalb, weil sie am wenigsten differenziert ist. Von ihr lasse ich ausgehen diejenige auf *Turritis glabra* und auf *Isatis tinctoria*. Diese beiden Formen sind zwar nicht viel entwickelter; ich habe sie nur im Hinblick auf *Alyssum calycinum* auf eine höhere Stufe gesetzt, indem diese einzig mit *Camelina sativa* nähere Verwandtschaft besitzt und sich eigentlich von ihr nur durch die Dicke und die Starrheit der Gabeln unterscheidet. — Die Berechtigung der andern Anschlußlinien ergibt sich aus der Betrach-



tung der betreffenden Figuren. Die *Peronospora* auf *Arabis alpina*, *Lepidium virginicum* und *Thlaspi alpestre* steht in ihren reinen Formen isoliert da und geht deshalb unmittelbar von der Basis aus. Die Linie *Sisymbrium officinale* – *Lunaria rediviva* bedeutet eine zunehmende Differenziertheit des Zangencharakters, während umgekehrt *Sisymbrium orientale* — *Capsella Bursa pastoris* den Sigmacharakter hervortreten läßt und *Alyssum calycinum* — *Sisymbrium canescens* dazu eine Parallellinie im Sinne der dicken, klotzigen Gabeln darstellt. Dabei ist zu beachten, daß eine scharfe Grenze zwischen den Typen auf *Sisymbrium officinale*, *Sis. orientale* und *Capsella Bursa pastoris* im allgemeinen nicht besteht, sondern daß unter Umständen in denselben Rasen alle drei Trägerformen auftreten können, wenngleich diese Vermischung nur selten einen so'chen Grad erreicht, daß eine Zuteilung der Formen zu der einen oder der andern Gruppe verunmöglicht würde. — Die Verbindung *Alliaria offiicinalis* — *Roripa islandica* ist zwar als

etwas zu unvermittelt zu bezeichnen; sie läßt sich aber durch den Hinweis auf die Starrheit und Geradheit ihrer Formen einigermaßen rechtfertigen. Nicht in die Tabelle aufgenommen ist *Sophia intermedia*. Sie würde, unter Außerachtlassung der Kürze ihrer Gabeln, zwischen die *Isatis*-*Turritis*-Gruppe und *Sisymbrium canescens* hineingehören.

Beim Durchgehen der Tabelle von links nach rechts gelangen wir von Formen mit extrem zangenförmigen Gabeln zu medianen mit geraden Gabeln und dann am andern Ende bei *Thlaspi* zu solchen mit Sigmaform. Ferner erkennen wir, daß die zu oberst stehenden Typen gegeneinander isoliert sind und keinerlei Übergänge zeigen, d. h., und das ist die Hauptsache, was ich mit dieser Tabelle beweisen möchte, wir haben innerhalb der fluktuierenden Mannigfaltigkeit der Trägerformen der *Peronospora parasitica* 7 prägnante Typen, die einer vom andern scharf geschieden sind und die sich ohne weiteres, mit absoluter Zuverlässigkeit, vom geübten Auge unterscheiden lassen. Dabei ist zu beachten, daß die Zahl 7 ein Minimum darstellt. Man könnte ruhig, ohne den Tatsachen Gewalt anzutun, z. B. *Alliaria officinalis* und *Alyssum calycinum* ebenfalls zu diesen Endformen stellen.

Es fragt sich nun, in welchem Maße diese Typen auf den im 1. Teil untersuchten Wirten vorkommen. Der Vollständigkeit halber führe ich die Verteilung für alle 15 abgebildeten Formen durch, also auch für die weniger differenzierten, und ordne der Übersichtlichkeit wegen das Material alphabetisch an.

1. Der Typus von *Alliaria officinalis* findet sich nur auf *Alliaria officinalis.*
2. Der Typus von *Alyssum calycinum* findet sich auf *Sisymbrium Sophia.*
3. Der Typus von *Arabis alpina* findet sich auch auf *Arabis albida.*
4. Der Typus von *Camelina sativa* findet sich auf *Berteroa incana, Diplotaxis tenuifolia, Draba caroliniana, Dr. nemorosa, Erophila verna, Erysimum cheiranthoides, E. crepidifolium, E. hieracifolium, E. repandum* und *Roripa Nasturtium aquaticum.*
5. Der Typus von *Capsella Bursa pastoris* findet sich auch auf *Biscutella laevigata, Chorispora tenella, Hesperis matronalis, Matthiola incana* und *Reseda luteola.*
6. Der Typus von *Isatis tinctoria* findet sich nur auf *Isatis tinctoria.*
7. Der Typus von *Lepidium virginicum* findet sich auf *Senebiera pinnatifida.*
8. Der Typus von *Lunaria rediviva* findet sich auch auf *Alliaria wasabi* und *Dentaria macorphylla.*
9. Der Typus von *Roripa islandica* findet sich nur auf *Roripa islandica.*
10. Der Typus von *Sisymbrium canescens* findet sich auch auf *Sisymbrium incisum, Sophia pinnata* und *Alyssum incanum.*

11. Der Typus von *Sophia intermedia* findet sich nur auf *Sophia intermedia.*

12. Der Typus von *Sisymbrium officinale* findet sich auch auf *Barbaraea vulgaris, Brassica oleracea, Br. Rapa, Cardamine bulbifera, C. laciniata, Conringia orientalis, Erucastrum Pollichii, Neslea paniculata, Raphanus Raphanistrum, R. sativus, Sisymbrium Irio, S. pannonicum* und *Teesdalea nudicaulis.*

13. Der Typus von *Sisymbrium orientale* findet sich auch auf *Arabis arenosa, A. glabra, A. hirsuta, A. Turrita, Calepina irregularis, Camelina microcarpa, Cardamine pinnata, C. macrophylla, C. amara, C. hirsuta, C. pratensis, Cheiranthus Cheiri, Lepidium campestre, L. Draba, L. latifolium, L. ruderale, L. sativum, Raphanus Raphanistrum, R. sativus, Reseda luteola, Sinapis arvensis, Sisymbrium Loeselii, S. pannonicum, Stenophragma Thalianum* und *Thlaspi perfoliatum.*

14. Der Typus von *Thlaspi alpestre* findet sich auf *Arabis oxyphylla, Nasturtium montanum* und *Thlaspi arvense.*

15. Der Typus von *Turritis glabra* findet sich auch auf *Berteroa incana, Diplotaxis tenuifolia, Draba caroliniana, Dr. nemorosa, Erophila verna, Erysimum cheiranthoides, E. crepidifolium, E. hieracifolium, E. repandum* und *Roripa Nasturtium aquaticum.*

Beim Durchgehen dieser Liste springt uns die Tatsache in die Augen, daß die Verteilung der Wirte auf die Trägerformen eine sehr ungleichmäßige ist und von einem Wirt bei *Roripa islandica* schwankt zu 26 Wirten bei *Sisymbrium orientale.* Dennoch läßt sich unter Hinzuziehung der „Stammbaum“tabelle eine gewisse Gesetzmäßigkeit herausfinden. Diese besteht, und das war ja von vornherein zu erwarten, darin, daß auf die weniger differenzierten Typen viel mehr Wirtspflanzen (nämlich 69,6%) entfallen als auf die 7 resp. 9 schärfer umgrenzten (30,4%). Ich möchte aber nicht unterlassen, darauf hinzuweisen, daß die Verteilung auf die einzelnen Typen, z. B. bei Zwischenformen, sehr willkürlich geschehen mußte und daß dabei ein einziges Merkmal, die Gabelform, ausschlaggebend war, während alle andern, wie Länge der Gabeln, Dicke und Höhe des unverzweigten Stammes, Dicke der angeschwollenen Basis, Häufigkeit der Verzweigung (Üppigkeit der Krone), Höhe des ganzen Bäumchens usw. außer Acht gelassen wurden. Zur Erklärung und teilweisen Rechtfertigung dieses Vorgehens mag folgendes dienen.

Die Gabellänge besitzt freilich einen gewissen systematischen Wert und ich habe sie da, wo sie in Extremen auftritt, auch zu solchen Zwecken verwendet. Als durchgehendes Merkmal kann sie aber nicht Berücksichtigung finden, weil sie vor allem schwer zu messen ist, dann aber auch schon in den einzelnen Conidienträgern sehr stark schwankt. Ferner nimmt sie von der *Peronospora* auf *Camelina sativa* zu der auf *Capsella Bursa pastoris* und auf *Lunaria rediviva* so langsam zu, daß ein organischer Einschnitt nicht möglich wäre.

Ganz ähnliche Verhältnisse finden wir in der Häufigkeit der Verzweigung. Auch sie mag in Ausnahmefällen, z. B. bei der

Form auf *Lepidium virginicum* und *Senebiera pinnatifida*, schätzenswerte Anhaltspunkte gewähren. Beim Heerhaufen der Formen aber, z. B. von *Sisymbrium orientale*— *Capsella Bursa pastoris*-Typus, würden solch künstliche Unterscheidungsversuche gänzlich mißlingen.

Dasselbe ist zu sagen von der Gesamthöhe der Bäumchen, die von 120—1000 μ schwankt und im Mittel 300—500 μ beträgt. In einzelnen Fällen ist sie sehr charakteristisch, z. B. bei der *Peronospora* auf *Lepidium virginicum, Senebiera pinnatifida, Alyssum incanum* und *Isatis tinctoria*. Bei andern variiert sie aber außerordentlich stark. Auf *Lunaria rediviva* habe ich einzelne Rasen von 200 μ Höhe beobachtet, andere dagegen mit einer Mehrzahl von Trägern von 500 μ. Hier spielen offenbar der Standort und die Luftfeuchtigkeit eine große Rolle. Die Conidienträger, die sich zwangsweise unter Glasglocken gebildet haben, sind fast durchwegs höher als die in freier Natur gewachsenen. Am schönsten läßt sich das an *Peronospora calotheca* de By. auf Rubiaceen beobachten, über die ich in einer nächsten Arbeit zu berichten hoffe. — Dagegen scheinen diese Milieubedingungen keinen Einfluß zu besitzen auf die Form der Gabeln; wenigstens sind mir nie diesbezügliche Abweichungen aufgefallen, und auch die fünf von Bubák gesammelten Varietäten von *Brassica oleracea* stimmten, sofern das z. T. spärliche Material einen Entscheid zuließ, in Bezug auf den sie bewohnenden Pilz miteinander vollständig überein

Die 3 andern Merkmale, die gelegentlich von Peronospora-Systematikern verwendet wurden, nämlich die Dicke und die Höhe des ungeteilten Stammes und die Dicke der angeschwollenen Basis, halten ihrer mangelnden Konstanz wegen einer kritischen Beleuchtung noch weniger Stand. Einzig die Tatsache, ob die Basis überhaupt angeschwollen ist oder nicht, könnte unter Umständen brauchbare Resultate liefern. Doch müßte das ganze Material erst noch einmal auf diesen Gesichtspunkt hin revidiert werden, bevor ich zuverlässige Angaben hierüber machen könnte. —

Überblicken wir diese Ausführungen über die Conidienträger der *Peronospora parasitica*, so ergibt es sich, daß diese Spezies im Gegensatz zu ihrer Einheitlichkeit in Bezug auf die Oosporen sehr polymorph ist in Bezug auf die Conidienträger, wobei sogar innerhalb der einzelnen Wirts-Gattungen, z. B. *Alliaria, Roripa, Sisymbrium*, tiefgehende Verschiedenheiten auftreten. Aus dieser Formenfülle konnte durch kritische Musterung der Endgabeln eine größere Zahl von distinkten Typen herausgeschält werden, während andererseits fast ebenso zahlreiche Formen hin und her schwanken und nicht deutlich differenziert sind.

Es ist interessant, unsere Spezies auch in dieser Beziehung mit andern Peronospora-Arten zu vergleichen. Bei *Peronospora leptosperma* de By., die auf den vegetativen Organen verschiedener Compositen parasitiert, soll nach de Bary (1863, p. 122) der Pilz auf *Tanacetum vulgare* kräftiger sein als derjenige auf *Anthemis* und *Matricaria*. Bei *Peronospora Potentillae* de By. auf zahlreichen

Rosaceen haben nach Schröter (1877, p. 132 gemäß Alfred Fischer, 1892, p. 474) auch die auf den verschiedenen Wirten verschieden gefärbten Rasen die schlanken, hochgestielten Conidienträger gemeinsam — mit Ausnahme von *Peronospora sparsa* Berkeley auf *Rosa* — weichen aber in der Krümmung und der Länge der Gabeläste voneinander ab. Bei *Peronospora candida* Fuckel besitzt nach Alfred Fischer (1892, p. 466) der Pilz auf *Primula elatior* (von Kühn, 1884 in Rabh. fungi europ. 3177 als *Per. Oerteliana* abgetrennt) rechtwinklige, gerade Endgabeln, während diejenigen der Form auf *Anagallis* gekrümmt sind und stumpfwinklig spreizen. Auf Cheniopodiaceen teilt sich nach Caspary (1855, Rabh. Herb. myc. ed. II 171 und 171) die *Peronospora effusa* (Greville) Rabh. in 2 Varietäten, nämlich var. *major* Casp. mit stark gekrümmten, zangenförmigen Endgabeln und var. *minor* Casp. mit geraden, rechtwinklig spreizenden Endgabeln. Alfred Fischer geht dann noch weiter und spricht (1892, p. 469) die Möglichkeit aus, daß vielleicht wegen der großen Veränderlichkeit dieser Formen sogar die *Peronospora Schachtii* Fuckel auf *Beta vulgaris* und *Per. Polygoni* Thümen auf *Polygonum Convolvulus* und *Pol. aviculare* hierher gehören. In ähnlicher Weise vermutet er (l. c. p. 471), daß vier der auf Scrophulariaceen vorkommenden Formen (*Per. Antirrhini* Schröter auf *Antirrhinum*, *Per. grisea* Unger auf *Veronica*, *Per. Linariae* Fuckel auf *Linaria* und *Digitalis* und *Per. sordida* Berkeley auf *Scrophularia* und *Verbascum*) trotz ihrer Verschiedenheiten wegen der zahlreichen Übergänge nur Varietäten einer einzigen Spezies darstellen, „wenngleich auf den ersten Blick eine Verwandtschaft zwischen *Per. Linariae* und *Per. Antirrhini* nicht zu bestehen scheint."

Diese wenigen Zitate lassen vermuten, daß die *Peronospora parasitica* das Schicksal einer großen Variabilität mit zahlreichen andern Peronospora-Arten teilt. Dabei dürfen wir nicht außer Acht lassen, daß keine der obgenannten Formen in dem Umfange bekannt ist wie nun diejenige auf den Cruciferen und daß wahrscheinlich die monographische Durcharbeitung der gesamten Gattung noch zahlreiche unverhoffte Eigentümlichkeiten zum Vorschein bringen wird. Immerhin darf man annehmen, daß auch diese andern Spezies dieselbe heillose Zersplitterung erfahren werden wie die *Peronospora parasitica* und daß auch bei ihnen wohl da und dort einzelne Typen isoliert erscheinen und untereinander keine Beziehungen besitzen, Typen, die dann meist auch wieder nach rückwärts auf eine gemeinsame Stammform zurückgehen und derart miteinander verknüpft sind. —

Diese Zersplitterung der *Peronospora parasitica* artet aber direkt in eine Zerstäubung aus, wenn wir von den Conidienträgern weiterschreiten zum Studium der Conidien. Ich habe auf sie ein Hauptaugenmerk gerichtet, möchte aber betonen, daß wegen der zahlreichen Fehlerquellen die jeweiligen Resultate cum grano salis verwendet sein wollen. Die Extreme der Längen betragen 9 und 37 μ, diejenigen der Breiten 8 und 30 μ. Diese Schwankung ist außerordentlich groß, geht sie doch für die Länge über das Vier-

fache des Minimalbetrages hinaus. Vergleichen wir dieses Ergebnis mit andern Peronospora-Arten, so besäße nach Massee (1913, p. 22, sqq.) überhaupt keine Peronospora-Spezies eine so große Variabilität wie sie nun für *Peronospora parasitica* feststeht. Doch wird auch hier die spezielle Durcharbeitung die Grenzen erweitern, schwankt doch nach de Bary (1863, p. 112) die *Peronospora calotheca* auf den verschiedenen Rubiaceen von 16—33 μ für die Länge und 11—22 μ für die Breite.

Addieren wir die Mehrzahl[1]) der im ersten Teil durch Kurven

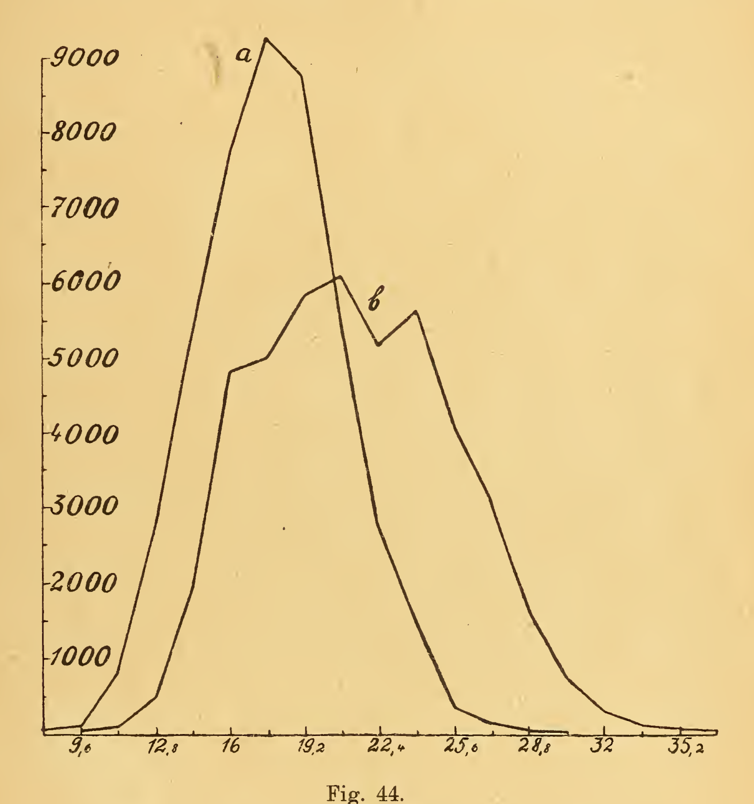


Fig. 44.
Kurve a: Gesamtkurve der Breiten der Conidien.
Kurve b: Gesamtkurve der Längen der Conidien.

dargestellten Messungen, so erhalten wir die untenstehenden Totalkurven, fig. 44, Kurve a für die Breiten und Kurve b für die Längen, selbstverständlich beide in viel kleinerem Maßstabe ge-

---

[1]) Einige Sendungen erreichten mich erst nach Fertigstellung des Manuskriptes. Während ich nun im ersten Teil die diesbezüglichen Einschiebungen ohne weiteres vornehmen konnte, war es mir natürlich nicht möglich, die Totalkurven neu zu berechnen, zumal da das Resultat nicht wesentlich beeinflußt worden wäre.

zeichnet, nämlich 1:50, sodaß auf 1 Millimeter 100 Messungen kommen.

Diese Kurven zeigen uns, daß die *Peronospora parasitica* in Bezug auf ihre Conidien gewissermaßen eine Einheit darstellt. Hätten wir nämlich aufs Geratewohl von jedem Wirt je tausend Messungen für Länge und Breite ausgeführt und all diese Messungen mechanisch zu einer Gesamtkurve vereinigt, so wären wir zum Resultat gekommen: *Peronospora parasitica* ist eine einheitliche Spezies; denn die Conidien all ihrer Wirte ordnen sich bei einer genügenden Zahl von Messungen binomial an. Wir hätten vielleicht die aus diesen Kurven berechneten Mittelwerte von 21,44 μ für Länge und 17,87 μ für die Breite so gut wie die Maxima bei 20,8 μ für die Länge und bei 17,6 μ für die Breite für einwandfrei gehalten, darum das gleiche Verfahren bei andern Peronospora-Arten angewandt und derart ein neues Unterscheidungsmerkmal für die verschiedenen Peronospora-Spezies erfunden. Einzig die Zweigipfligkeit der Längenkurve hätte uns stutzig machen können. Da sie aber nur andeutungsweise vorhanden ist — die Differenz zwischen dem Minimum und dem 2. Maximum beträgt nicht ganz 1 % der für die Länge ausgeführten Messungen —, so wären unsere Zweifel angesichts der sonst so regelmäßig geschwungenen Kurvenschenkel sicherlich verstummt, und wir hätten denselben Fehler begangen, wie ihn Johannsen (1913, p. 469) für seine Bohnenlinien herausfand.

Durch die nach Wirten getrennte Buchführung über die Conidiengrößen wurde aber das Resultat ungleich komplizierter, indem es sich ergab, daß die Conidien fast eines jeden Wirtes in Bezug auf ihre Länge und Breite und auf das gegenseitige Verhältnis der beiden Größen ihre eigenen Charaktere aufweisen. Zeichnen wir nämlich die im ersten Teil reproduzierten Längenkurven auf eine gemeinsame Grundlinie, so erhalten wir das nachfolgende Bild (fig. 45).

Diese Figur zeigt uns in erster Linie, daß die Variationsbreite der einzelnen Peronosporaformen ungleich groß ist, auf alle Fälle aber hinter derjenigen der ganzen Spezies beträchtlich zurückbleibt. Bei der Form auf *Erophila verna* (fig. 18, Kurve 1) beträgt sie 10 μ, bei derjenigen auf *Hesperis matronalis* (fig. 20, Kurve 3) 15 μ, also die Hälfte mehr. Noch größer ist sie bei *Arabis glabra* (fig. 5, Kurve 5), *Erucastrum Pollichii* (fig. 18, Kurve 4), *Lepidium virginicum* (fig. 20, Kurve 4) und *Nasturtium montanum* (fig. 28, Kurve 3). Dennoch glaube ich nicht, daß diese Ungleichheit in der Konstanz der Dimensionen in weiterem Umfange als Unterscheidungsmerkmal für die einzelnen Peronosporaformen benützt werden könnte; denn sie ist vor allem nicht auffällig genug und äußert sich erst bei reichlicher Anwesenheit des Conidienmaterials. In einzelnen Ausnahmefällen mag sie freilich als Fingerzeig dienen, z. B. bei der *Peronospora* auf *Lunaria rediviva* (fig. 25 und 30, Kurve 4) und derjenigen auf *Arabis glabra* (fig. 5 und 6, Kurve 5). Beide besitzen ihr Maximum sowohl für die Länge als für die Breite über derselben Abscisse. Die Form

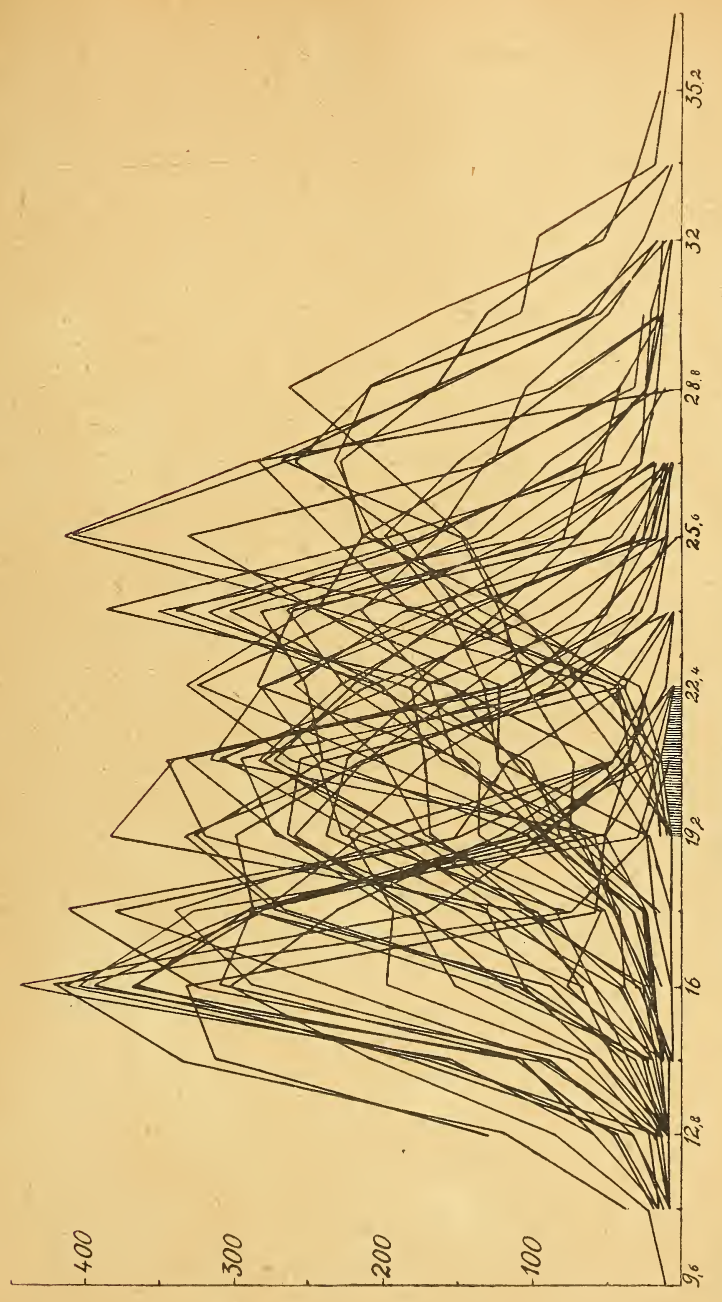


Fig. 45. Zusammenstellung sämtlicher im ersten Teil reproduzierten Längenkurven.

auf *Lunaria rediviva* ist aber in der Größe ihrer Conidien konstant, die auf *Arabis glabra* dagegen sehr variabel. Hier könnte also diese Eigentümlichkeit als sekundäres Merkmal Verwendung finden, obschon vorerst noch nachzuprüfen wäre, ob diese Inkonstanz nicht nur auf einer zufälligen Zusammensetzung des betreffenden Rasens beruht, indem sich vielleicht nachträglich junge Conidien gebildet haben, die dann die geringe Steilheit des linken Kurvenschenkels verursachten. Die Längenkurve der Conidien auf *Raphanus sativus* (fig. 25, Kurve 2) ist z. B. um 2,3 μ schmäler als diejenige der Conidien auf *Brassica oleracea* (fig. 8, Kurve 4), und doch sind die beiden Pilze wahrscheinlich identisch. Der Entscheid kann sich demnach, wie ja bei so zahlreichen andern Fragen, auch hier nur auf spezielle Untersuchungen stützen, die auszuführen ich nicht in der Lage war.

In zweiter Linie können wir aus fig. 45 entnehmen, daß die Längenkurven den Raum zwischen den beiden extremen Werten 9,6 und 36,8 μ gleichmäßig ausfüllen und so regelmäßig weiterschreiten, daß die vorhergehende Kurve von der nächstfolgenden nur durch einen kleinen Zwischenraum getrennt ist. Dabei müssen wir beachten, daß uns vor allem die spitzgipflig gebauten Kurven auffallen. Zahlreiche andere Beispiele, wie *Arabis Turrita* (fig. 6, Kurve 2), *Biscutella laevigata* (fig. 8, Kurve 2), *Conringia orientalis* und *Diplotaxis tenuifolia* (fig. 16, Kurven 1 und 2) usw. besitzen jedoch alle breite und infolgedessen niedere Gipfel, bei denen das tatsächliche Maximum der betreffenden Conidiendimension in der Mitte oder jedenfalls irgendwo zwischen den beiden Knickpunkten liegt und erst dann zum Vorschein kommt, wenn wir das Intervall bei entsprechend stärkerer Vergrößerung etwa um die Hälfte kleiner wählen. Hätten wir also statt mit der Vergrößerung 500 mit der Vergrößerung 1000 gemessen, so wären die kleinen Sprünge von einer Variationskurve zur andern immer sanfter geworden, und diese Glättung hätte schließlich ein so feines Gleiten herbeigeführt, daß innerhalb der gedrängt wellenförmig sich folgenden Kurvengipfel ein organischer Einschnitt nicht mehr möglich gewesen wäre. Es ist zwar sehr wahrscheinlich, daß dieses zweites Intervall, mit dem ein Gleiten hätte verursacht werden können, kleiner gewesen wäre als der mittlere Fehler, den wir wegen der nicht ausschaltbaren Unzulänglichkeiten des Materials und der Arbeitsmethode von vornherein in Betracht ziehen müssen, sodaß also die ganze Mehrarbeit ziemlich sicher vergeblich gewesen wäre. Eine minutiösere Behandlung des Stoffes, als ich sie durchführte, ist demnach aus Gründen höherer Natur kaum möglich. Trotzdem geben die derart erhaltenen Resultate genügende Anhaltspunkte für die prinzipielle Formulierung des Problems, welch letzteres darin besteht, daß die durch zunehmende Zahl der Wirte verursachte Annäherung der einzelnen Kurven geradezu in ein Verfließen ausartet und daß wir bei der Betrachtung der Conidien der *Peronospora parasitica* zum selben Ergebnis gelangen müssen wie bei der Untersuchung der Conidienträger, daß nämlich alle Grenzen sich auflösen und die verschiedenen Formen sich umso inniger

vermischen, je feiner die Resultate sind, die die Arbeitsmethode uns liefert.

Wir dürfen uns aber bei der Beurteilung dieser Verhältnisse nicht einseitig an die Längenkurven halten, sondern müssen auch die Breiten berücksichtigen, indem sich die Variabilität der Conidien nicht nur in ihren Längen, sondern auch in ihren Krümmungsradien äußert. Würden wir zwar die im ersten Teil reproduzierten Breitenkurven auf eine gemeinsame Basis zeichnen, so erhielten wir dieselben gleitenden Übergänge wie bei den Längenkurven. Da aber die Länge und die Breite zueinander nicht immer im gleichen Verhältnis stehen, so haben wir nun doch schon zwei Coordinaten, mit Hilfe derer wir der Fixierung des Charakters der verschiedenen Conidienformen näher kommen können. Die Gipfel der Längenkurven der Conidien sowohl der *Peronospora* auf *Hesperis matronalis* als der auf *Lepidium virginicum* (fig. 20, Kurven 3 und 4) liegen z. B. bei 27,2 μ. Betrachten wir aber die entsprechende Figur für die Breitenkurven, so liegt der Gipfel der Form auf *Hesperis matronalis* bei 22,4 μ, derjenige der Form auf *Lepidium virginicum* in breiter Auslage zwischen 17,6 und 19,2 μ. Dieses Beispiel läßt sich mühelos vermehren. Man vergleiche nur fig. 5, Kurven 3 und 4 und die entsprechend nummerierten Kurven in fig. 6 oder fig. 36 und 37, Kurven 2 und 3 usw. Auch wenn also, wie dies aus fig. 45 ersichtlich ist, die Conidien der Peronosporaformen auf mehreren Cruciferen die gleiche Länge besitzen und deshalb ihre Häufigkeitsgipfel auf dieselbe Ordinate hinlegen (cf. z. B. die Ordinate über 16, 24 usw.), so ist trotzdem die Aussicht, die Conidien unterscheiden zu können, immer noch nicht geschwunden, da dann in den meisten Fällen doch wenigstens die Breitenkurven hinlängliche Differenzen aufweisen. Diese ungleiche Proportioniertheit der Conidien trifft zwar nicht überall zu. In fig. 36 und 37 fallen die Kurven der Conidien auf *Sisymbrium Sophia* und auf *Sis. canescens* sowohl für die Länge als für die Breite zusammen. Doch sind hier die Verhältnisse nicht abgeklärt, da, wie bei *Sophia pinnata* dargelegt, irgendwo ein Materialfehler vorliegen muß. Ein einwandfreieres Beispiel bieten fig. 10 und 11, Kurven 2 und 3 für *Capsella Bursa pastoris* und *Camelina sativa*, die beide in ihrem Maxima übereinstimmen, wenngleich die Kurvenschenkel um einen gewissen Betrag verschoben sind.

Bei all diesen Betrachtungen haben wir uns ohne weiteres an die Lage des Kurvengipfels gehalten. Es fragt sich nun, ob dieses Verfahren richtig ist; denn zahlreiche frühere Bearbeiter ähnlicher Fragen haben entsprechend der alten Methode ihre Resultate anders ausgedrückt und nur die Extreme mit „von . . . bis . . .“ angegeben, z. B. Müller (1907, p. 560) und Erich Schmidt (1913, p. 2). Abgesehen davon, daß man bis dahin bei den Uredineen überhaupt nur die extremen Werte aufsuchte, stellten sich die betreffenden Beobachter offenbar vor, daß bei der Ausführung einer größern Zahl von Messungen hinlänglich reine Binomialkurven sich bilden würden. Unter dieser Bedingung müßte ja

jede Verschiebung des einen Kurvenschenkels eine proportionale Lageveränderung des Kulminationspunktes hervorrufen, und umgekehrt fielen bei gleicher Lage der Kurvenenden die Kulminationspunkte zusammen.

Dieser ideale Fall findet sich aber in meinem Kurvenmaterial nur sehr selten. Die beiden folgenden Beispiele zeigen vielmehr, daß bei meinen Messungen außerordentlich große Abweichungen zu Tage treten und so die Verwendung der Schnittpunkte der Kurven mit der Abszissenaxe für die systematische Gliederung illusorisch machten. Die Enden der Längenkurve sowohl der Conidien auf *Roripa Nasturtium aquaticum* (fig. 28, Kurve 2) als der auf *Sisymbrium orientale* (fig. 36, Kurve 5) liegen z. B. bei 16 und bei 27,2 μ. Der Gipfel von *Roripa Nasturtium aquaticum* liegt bei 20,8 μ, derjenige von *Sisymbrium orientale* aber bei 24 μ. Die Lagedifferenz beträgt also nicht weniger als 3,2 μ, das sind 15,5 % des Mittelwertes von *Roripa Nasturtium aquaticum.* Einen ähnlichen Fall finden wir in der Variationsbreite der Conidien auf *Arabis glabra* (fig. 6, Kurve 5) und auf *Sisymbrium Sophia* (fig. 37, Kurve 7). Beide Formen erstrecken sich von 12,8 μ bis 25,6 μ; und doch liegt der Gipfel von *Sisymbrium Sophia* bei 19,2 μ, derjenige von *Arabis glabra* bei 22,4 μ, sodaß wiederum eine Differenz von 3,2 μ resultiert. Diese Beispiele lassen sich leicht vervielfachen. Man vergleiche u. a. die Längen von *Alliaria officinalis* und *Alyssum calycinum* (fig. 2, Kurven 1 und 3), die sich beide über derselben Basis erheben.

Wenn also einseitige Rücksichtnahme auf die Lage der Kurvenenden unrichtige Resultate verursachen würde, so ist es andererseits fast ebenso mißlich, nur auf die Lage des Kurvengipfels abstellen zu wollen, da dieser unter Umständen durch das allzu große Intervall oder durch ungewöhnlich starke Variabilität des Materials sich nur zufällig irgendwo hinlegen kann (cf. fig. 41, Kurve 1, fig. 21, Kurve 4, fig. 2, Kurve 2, usw.). Ferner läßt die Schiefheit vieler Kurven doch die Forderung nahe treten, daß man auch die andern Messungen als nur gerade die unter dem Maximum gelegenen berücksichtigen solle. Es muß also ein gemeinsamer Ausdruck für alle diese Faktoren gefunden werden und dieser liegt im Mittelwert, auf den ich schon in meiner vorläufigen Mitteilung (1916, p. 577) einen großen Raum verwendet habe. Ich stelle die dort publizierten Resultate noch einmal zusammen und ergänze sie durch die seither ausgeführten Messungen. Ferner füge ich eine Kolonne bei mit der Überschrift „Länge dividiert durch Breite". Diese Quotienten sind dahin zu verstehen, daß Länge durch Breite gleich 1 einen Kreis darstellt, resp. eine mathematisch kugelförmige Conidie, während der Wert 1,25 und mehr einer sehr stark ellipsoidischen Conidie entspricht. Diese Quotienten ermöglichen es, sich bei gleicher Länge von zwei Peronospora-Formen und bei ungleicher Breite auf den ersten Blick, unabhängig von den empirischen Maßzahlen, eine klare Vorstellung oder eine Skizze von der geometrischen Form des durch den Mittelwert dargestellten idealen Conidienbildes zu machen. — Wie in der vorläufigen Mit-

teilung, so stützen sich auch hier die Berechnungen auf je tausend Messungen. Ausnahmen sind durch ein Sternchen angedeutet und im ersten Teil dieser Arbeit bei der betreffenden Pflanze näher begründet.

	Länge in μ	Breite in μ	Länge divid. durch Breite.
Erophila verna (L) E. Mey.	15,17	13,11	1,16
Conringia orientalis Dum. *	15,39	13,71	1,11
Arabis hirsuta (L) Scop. (ebenso *Arabis arenosa* Scop.)	16,12	13,92	1,16
Stenophragma Thalianum (L) Cel.	16,30	14,50	1,12
Cardamine pinnata (Lam.) RBr. (ebenso *C. amara* L., *C. hirsuta* L. und *C. pratensis* L.)	16,52	13,41	1,23
Barbaraea vulgaris RBr.	16,58	14,26	1,16
Roripa islandica (Oeder) Schinz et Thallung (ebenso *Roripa silvestris* (L.) Besser	16,62	13,79	1,21
Neslea paniculata (L) Desv.)	16,98	15,65	1,08
Biscutella laevigata L.	17,02	15,69	1,08
Berteroa incana (L) DC. *	17,36	16,04	1,08
Camelina microcarpa Andrz.	17,57	15,98	1,10
Draba caroliniana Walt. (ebenso *Draba nemorosa* (L).	17,64	15,81	1,12
Sisymbrium Loeselii L.	18,83	16,51	1,14
Thlaspi perfoliatum L.	18,84	16,34	1,15
Diplotaxis tenuifolia (L) DC.	18,88	16,52	1,14
Matthiola incana RBr.	18,93	16,23	1,17
Turritis glabra L.	18,94	16,37	1,16
Arabis Turrita L.	19,17	17,32	1,11
Brassica oleracea L. (ebenso *Br. Rapa* L.)	19,65	17,42	1,13
Cardamine laciniata Wood (ebenso *C. bulbifera* (L) Crantz)	19,70	16,23	1,21
Alyssum incanum L.	19,94	18,22	1,09
Sophia pinnata Howell (ebenso *S. incisa* (Engelm.) Greene).	19,95	18,19	1,10
Raphanus sativus L. (ebenso *R. Raphanistrum* L.	20,01	18,17	1,10
Sinapis arvensis L. (ebenso *S. alba* L.)	20,05	17,96	1,12
Erysimum cheiranthoides L. (ebenso *E. crepidifolium* Reichb., *E. hieracifolium* L. und *E. repandum* L.)	20,18	16,10	1,25
Roripa Nasturtium aquaticum (L) Beck. *	20,32	17,07	1,19
Alliaria wasabi (Maxim) Prantl.	20,42	18,69	1,09
Sisymbrium officinale (L) Scop. ebenso *S. Irio* L. und *Sis. pannonicum* Jacq.	20,80	17,76	1,17
Thlaspi alpestre L.	20,81	18,13	1,15
Reseda luteola L.	20,87	17,84	1,17
Capsella Bursa pastoris (L.) Mönch (ebenso *C. pauciflora* Koch)	20,87	18,21	1,15

	Länge in μ	Breite in μ	Länge divid. durch Breite.
Teesdalea nudicaulis (L) RBr. *	21,25	18,62	1,14
Berteroa nudicaulis DC.	21,31	17,95	1,18
Erucastrum Pollichii Sch. und Sp.	21,70	17,23	1,25
Lepidium sativum L. (ebenso *L. campestre* (L) RBr., *L. Draba* L., *L. latifolium* L. und *L. ruderale* (L.)	21,9	18,3	1,2
Capsella Bursa pastoris (L) Mönch (Material v. Sydow)	22,34	19,18	1,17
Isatis tinctoria L.	22,45	19,33	1,16
Calepina irregularis (Asso) Thellung	22,46	18,74	1,20
Camelina sativa (L) Grantz	22,47	19,25	1,17
Sophia intermedia Rydb.	22,82	18,38	1,24
Arabis oxyphylla Greene	23,05	18,03	1,28
Arabis alpina L. (ebenso *A. albida* Stev.)	23,11	20,92	1,10
Dentaria macrophylla Bge.	23,14	18,81	1,23
Senebiera pinnatifida DC.	23,16	18,01	1,29
Sisymbrium orientale L. *	23,17	20,49	1,14
Cheiranthus Cheiri L.	23,19	18,23	1,27
Arabis glabra Bernh.	23,77	21,91	1,10
Allyssum calycinum L.	24,61	18,69	1,32
Bunias orientalis L	24,74	20,30	1,22
Alliaria officinalis Andrz.	24,95	17,52	1,42
Chorispora tenella DC.	25,14	22,72	1,11
Thlaspi arvense L.	25,45	20,13	1,26
Lunaria redivira L. (ebenso *L. annua* L.)	25,85	21,74	1,19
Sisymbrium canescens Nutt.	26,38	9,35	1,36
Hesperis matronalis L.	26,41	22,28	1,19
Sisymbrium Sophia L.	27,05	19,81	1,36
Lepidium virginicum L.	27,52	18,35	1,50
Nasturtium montanum Wal.	27,81	24,16	1,15

Bei all diesen Werten sind die Berechnungen auf Hundertstel genau ausgeführt worden und zwar insofern mit vollem Recht, als ja die betreffenden Ziffern meist aus tausend Messungen herstammen. Es wäre aber irrig, wollte man in der Diskussion auf so feine Unterschiede Rücksicht nehmen. Denn die Jugendlichkeit spielt, wie dies durch die schon erwähnte Schiefheit vieler Kurven bewiesen wird, oft eine so mißliche Rolle, daß sie unter Umständen (cf. fig. 5, Kurve 5) Fehler bis zu 1 μ oder möglicherweise sogar noch mehr hervorzurufen vermag, Fehler, die also weit größer sind als das Intervall, welches zwischen 2 aufeinanderfolgenden Mittelwerten liegt. So halte ich es für sehr wahrscheinlich, daß die *Peronospora* auf *Brassica oleracea* und die auf *Raphanus sativus* miteinander identisch sind. Und doch machen sich sowohl in ihren Längen als in ihren Breiten beträchtliche Differenzen geltend, die eben auf die früher diskutierten Fehlerquellen zurückgeführt werden müssen. In ähnlicher Weise liefert die Längenkurve der Conidien von *Capsella Bursa pastoris* (fig. 10, Kurve 3) einen Mittelwert von 20,87 μ, die Breitenkurve einen solchen (fig. 11, Kurve 3)

einen solchen von 18,21 μ, währenddem die 200 Kontrollmessungen mit dem Material von Sydow (fig. 10 und 11, Kurven 5) einen Mittelwert von 21,9 μ für die Länge und 18,3 μ für die Breite

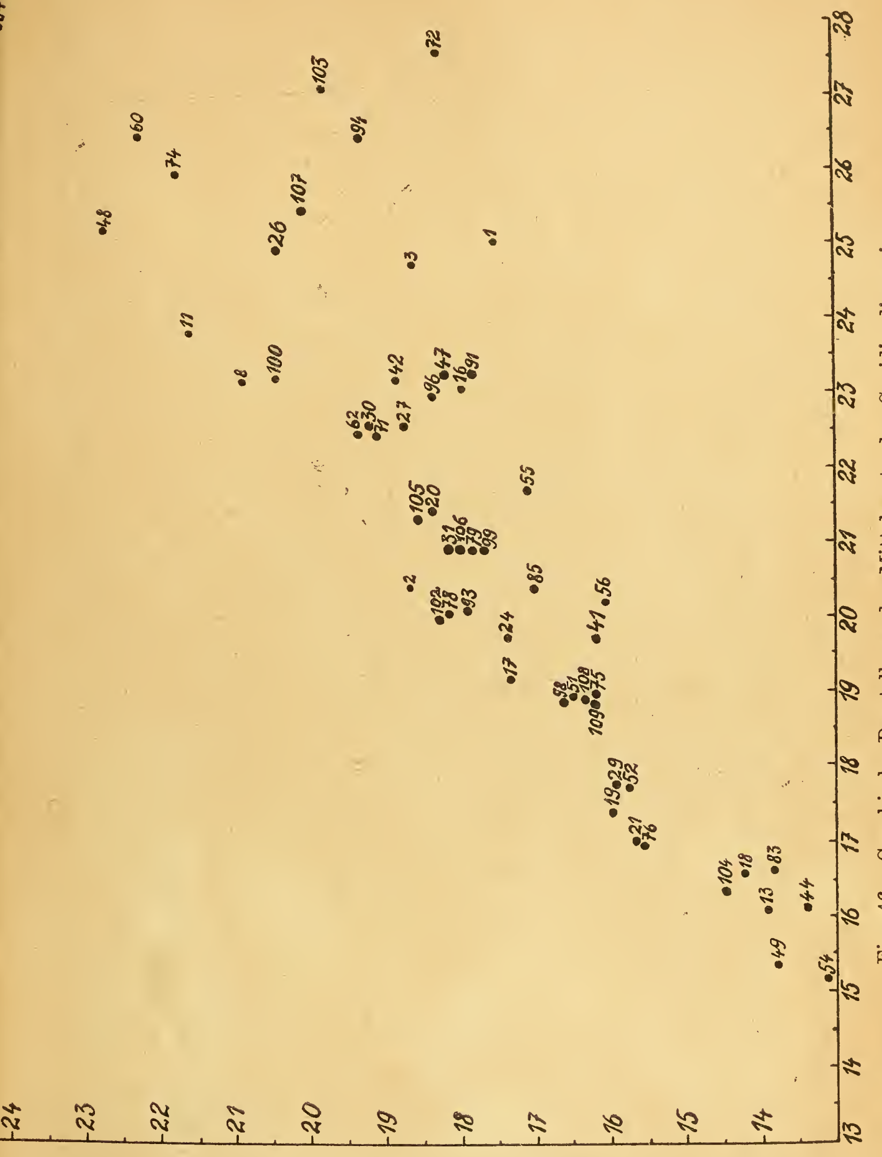


Fig. 46. Graphische Darstellung der Mittelwerte der Conidiendimensionen.
(Die Zahlen bei den betr. Punkten entsprechen den Nummern in der Aufzählung der Wirtspflanzen in der Einleitung.)

ergaben. Was also in der Mittelwertstabelle jedenfalls nur beschränkte Richtigkeit besitzt, das ist die Reihenfolge, die die verschiedenen Peronosporaformen einnehmen. Wenn vollständig einwandfreies Material und einwandfreie Methoden zur Verfügung

ständen, so würde wohl manche Form einen etwas andern Platz erhalten. Das eine aber bliebe auch dann bestehen, und das ist die gleitende Anordnung selbst, d. h. die *Peronospora parasitica* würde auch bei vollständig einwandfreien Resultaten dieselbe Zersplitterung erfahren wie jetzt bei unsern unzulänglichen Ergebnissen.

Dabei könnte aber die lineare Anordnung der Mittelwerte der Längen den Eindruck erwecken, als sei hier in der Variabilität der Conidien eine gewisse Gesetzmäßigkeit vorhanden. Dem ist aber nicht so. Tragen wir nämlich in einem rechtwinkligen Coordinaten-System als Abszissen die Mittelwerte der Längen und als Ordinaten die Mittelwerte der Breiten ein, so erhalten wir, wie aus fig. 46 ersichtlich ist, nicht eine lineare Konfiguration, sondern eine Schar von Punkten.

Diese Figur ist der denkbar vollkommenste Ausdruck für die jeweiligen Beziehungen zwischen Länge und Breite und zwischen den verschiedenen Mittelwerten überhaupt und zeigt vor allem, daß die Punkte sich nicht, wie zu erwarten gewesen wäre, zu einem Kreis, sondern einem Fächer oder einem Keil anordnen, der vom Coordinaten-Anfangspunkt ausgeht und in der untern Hälfte des ersten Quadranten verläuft. Je näher ein Punkt relativ bei der X-Axe liegt, desto stärker sind die betr. Conidien ellipsoidisch ausgezogen, während andererseits die Winkelhalbierende des Quadranten den geometrischen Ort der rein kugeligen Conidien darstellt. Das in der Zusammenstellung aufgeführte Verhältnis „Länge dividiert durch Breite“ ist eine Funktion des Winkels, der gebildet wird durch die X-Axe und einen Strahl, der durch den Coordinaten-Anfangspunkt und den betreffenden Mittelwertspunkt geht, und zwar ist es der Quotient aus Cosinus durch Sinus.

Es fragt sich nun, ob irgendwelche Beziehungen vorhanden sind zwischen der Form oder der Größe der Conidien zu der systematischen Stellung der Wirtspflanzen oder zu den verschiedenen Typen der Conidienträger. — Was die systematische Stellung der Wirte anbetrifft, so sind die Voraussetzungen für eine Diskussion insofern etwas ungenügend, als die Familie der Cruciferen noch nicht endgültig bearbeitet ist. Immerhin läßt es sich zeigen, daß derartige direkte Beziehungen nur in beschränktem Maße bestehen. Die Arten der alten Gattung *Cardamine* (also mit Ausschluß von *Dentaria*) scheinen zwar alle von derselben Peronosporaform befallen zu werden, ebenso die Arten der Gattung *Erysimum* und vielleicht auch von *Brassica* inclusive *Raphanus*, event. auch von *Sinapis*. Aber schon auf den europäischen Vertretern der Gattung *Roripa* ist der Pilz nicht mehr einheitlich, sondern scheidet sich in zwei Formen, von denen die eine die weißblühenden, die andere die gelbblühenden bewohnt. In noch andern Fällen endlich, und diese stellen das Hauptkontingent der Wirte, ist die Differenzierung so weit fortgeschritten, daß sozusagen jede Art des betreffenden Cruciferengenus ihre eigene Peronosporaform besitzt, z. B. *Arabis*,

Sisymbrium, Thlaspi. Dabei wechseln diese Formen sowohl in der Größe der Conidien (cf. *Lepidium sativum* 22,3 μ lang und rundlich, *Lep. virginicum* 27,5 μ lang und ellipsoidisch) als auch in der Form der Träger (*Lep. virginicum,* eigener Typus; *Lep. sativum,* Typus der *Peronospora* auf *Sisymbrium orientale).*

Ebensowenig lassen sich die Größen und die Formen der Conidien zu den verschiedenen Typen der Träger in direkte Beziehung bringen. Die *Lepidium virginicum - Senebiera pinnatifida*-Gruppe besitzt freilich ellipsoidische Conidien, während der *Lunaria rediviva - Alliaria Wasabi*-Gruppe die Eigenschsaft einer gewissen rundlichen Gestalt der Conidien zukommt. Dies ist aber wohl nur Zufall und wird durch viel häufigere Ausnahmen, z. B. aus der *Sisymbrium orientale - Capsella Bursa pastoris* - Gruppe (*Chorispora tenella* ellipsoidisch, *Cardamine pinnata* rundlich) widerlegt, so daß wir annehmen müssen, daß auf den verschiedenen Cruciferen-Arten die Spezialisation ziemlich regellos und willkürlich vor sich gegangen sei.

Ziehen wir auch hier andere Peronospora-Arten zum Vergleich heran, so ergibt es sich, daß auch in Bezug auf die hochgradige Differenzierung ihrer Conidien die *Peronospora parasitica* nicht allein dasteht. Für *Peronospora calotheca* de By. gibt de Bary (1863, p. 112) an, daß die Conidien der Form auf *Sherardia* klein, breit ellipsoidisch oder eiförmig, 18—22 μ lang und 13 μ breit seien, während diejenigen von *Vaillantia* eine lang ellipsoidische und einen durchschnittlichen Wert von 33 μ für die Länge und von 11 μ für die Breite besäßen. Dieselbe Schwankung beschreibt er (l. c. p. 114) für *Per. Alsinearum* auf Caryophyllaceen. Ähnliche Verhältnisse liegen vor bei *Per. effusa* (Greville) Rabh. (cf. Caspary in Rabh. Herb. myc. ed. II, 171 und 172), *Per. leptosperma* de By. (cf. de Bary, l. c. p. 122), *Per. Myosotidis* de By. (cf. Alfred Fischer 1892, p. 454), *Per. Potentillae* de By. (cf. Alfred Fischer, l. c. p. 474), *Per. Radii* de By. (cf. A. Fischer, l. c. p. 459), *Per. sordida* Berkeley (cf. A. Fischer, l. c. p. 482), *Per. Trifoliorum* de By. (cf. A. Fischer, l. c. p. 458), *Per. Viciae* de By. (cf. A. Fischer, l. c. p. 454) usw. usf. Bei allen Peronospora-Arten, die einen größern Wirtskreis besitzen, mit Ausnahme von *Per. grisea* Unger auf Vertretern der Gattung *Veronica* (zufolge Alfred Fischer, l. c. p. 470[1]) treten also ähnliche Schwankungen auf wie bei der *Peronospora parasitica* auf den Cruciferen. Dabei ist überdies, wie schon bei der Besprechung der Conidienträger betont wurde, zu beachten, daß alle diese Arten noch sehr der erneuten Untersuchung bedürfen und daß sie wahrscheinlich viel stärkere Schwankungen besitzen als z. B. Alfred Fischer, der ja von den Verschiedenheiten der Formen auf den Cruciferen nichts wußte, bekannt war. —

Wenn also die *Peronospora parasitica* nach all diesen Aus-

---

[1]) Wie ich in einer spätern Arbeit zu zeigen hoffe, sind aber auch hier Unterschiede vorhanden.

führungen im Grunde genommen nur einheitlich ist in Bezug auf ihre Oosporen, dagegen in ihren Conidienträgern und erst noch in ihren Conidien so mannigfach variiert, daß sich fast auf allen Cruciferenwirten morphologisch deutlich geschiedene Formen vorfinden, so drängt sich uns zum Schluß die Cardinalfrage auf, ob diese Formen auch vor dem Kriterium der biologischen Prüfung Stand halten, ob also die *Peronospora* von einem Cruciferenwirt auf einen zweiten, der eine andere Peronosporaform aufweist, überzugehen vermag. Die im ersten Teil dieser Arbeit besprochenen Versuche ergeben das nachfolgende Resultat. (Siehe Tabelle auf nächster Seite.)

Bei diesen Ergebnissen ist vor allem zu bedenken, welche Schwierigkeiten den Infektionsversuchen entgegenstanden und wie zahlreich die Bedingungen sind, an die eine erfolgreiche Infektion sich knüpft. Es ist also sehr wohl möglich, daß spätere Arbeiten da und dort noch Korrekturen anbringen werden, indem vielleicht das von mir verwendete Wachstumsstadium der Wirtspflanze zu Infektionen nicht besonders günstig war, oder daß individuelle Verschiedenheiten in der Empfänglichkeit vorlagen, ähnlich wie sie Wilhelm Müller (1907, p. 543) für *Euphorbia* bewohnende *Melampsoren* beschrieben hat, oder daß sonst aus irgend einem unglücklichen Zufall die Infektion nicht gelang. So zeigt ja auch die Unsicherheit in Bezug auf die Sippe *Brassica-Raphanus-Sinapis* mit aller Deutlichkeit, wie sehr hier detaillierte Arbeit immer noch nötig ist. Dennoch steht wenigstens das eine fest, daß nämlich bei der *Peronospora parasitica* Hand in Hand mit der morphologischen Aufspaltung auch eine weitgehende biologische Spezialisierung eingetreten ist, und daß entsprechend der Zerstäubung in Bezug auf die Formen der Conidienträger und die Dimensionen der Conidien eine entsprechende Anpassung des Pilzes in physiologischer Richtung vor sich ging, und zwar in so hohem Maße, daß, von einigen Ausnahmen abgesehen, der Pilz fast von keiner Cruciferengattung auf eine andere überzugehen vermag, sondern vielmehr noch innerhalb der einzelnen Genera auf eine einzige Spezies beschränkt ist. Was also für so einfach organisierte Pilze, wie die Oomyceten es sind, bis jetzt noch völlig unbekannt war und in so weitem Umfang auch gar nicht erwartet worden ist, das steht nun fest: die Auflösung in spezialisierte Formen geht in der Gattung *Peronospora* womöglich noch weiter als bei dem klassischen Beispiel der Uredineen und hat an Stelle der Omnivorie, wie sie bei den niederern Oomyceten wie *Phytophthora* von de Bary (1881, p. 585) und für *Cystopus candidus* von Eberhardt (1904, p. 235 sqq.) nachgewiesen wurde, ein bestimmtes Wahlvermögen herausgebildet.

Diese Zergliederung in eng begrenzte Unterabteilungen besitzt aber nicht nur ein Interesse als Erscheinung an sich, sondern sie stellt uns auch vor die Frage, was für Konsequenzen aus all diesen Verhältnissen für die Speziesumgrenzung innerhalb der Gattung *Peronospora* und insbesondere bei der *Peronospora para-*

Gesäet auf \ Conidien von	*Alliaria officinalis*	*Arabis alpina*	*Arabis hirsuta*	*Arabis Turrita*	*Brassica oleracea*	*Brassica Rapa*	*Capsella Bursa pastoris*	*Cardamine hirsuta*	*Cheiranthus Cheiri*	*Erucastrum Pollichii*	*Lepidium sativum*	*Lunaria rediviva*	*Raphanus Raphanistrum*	*Reseda luteola*	*Sinapis arvensis*	*Sisymbrium officinale*	*Thlaspi alpestre*	*Thlaspi perfoliatum*
Alliaria officinalis	+				—		—		—	—	—		—		—	—		
Alyssum calycinum	—		—		—		—		—	—			—			—	—	
Alyssum maritimum	—		—		—		—			—					—		—	
Arabis alpina	—	+	—	—	—		—		—	—			—		—	—	—	—
Arabis arenosa		—	—	—	—		—			—			—			—	—	—
Arabis Halleri	—	—	—	—	—		—		—				—			—	—	—
Arabis hirsuta	—	—	+	—	—		—		—	—			—		—	—	—	—
Arabis Holboellii	—	—	—	—	—		—		—	—			—		—	—	—	
Arabis Turrita	—	—	—	+	—		—		—	—			—		—	—	—	—
Barbaraea vulgaris	—		—		—		—		—	—		—	—		—	—	—	—
Berteroa incana			—		—		—						—					—
Biscutella laevigata	—		—		—		—		—				—		—	—	—	
Brassica campestris	—				+													
Brassica Napus	—				—?													
Brassica nigra	—		—		—?			—										
Brassica oleracea	—	—	—	—	+	+	+	—	—	—		—	+?	—	—?	—	—	—
Brassica Rapa					+	+					—							
Bunias orientalis					—					—	—		—			—	—	
Camelina foetida	—		—		—		—			—			—		—	—		
Camelina microcarpa							—											
Camelina sativa			—		—		—		—				—		—	—	—	
Capsella Bursa pastoris	—	—	—	—	—		+		—	—		—	—		—	—		—
Cardamine hirsuta	—	—	—	—	—		—	+	—	—	—		—		—	—		—
Cardamine Impatiens	—				—		—			—		—	—	—	—			
Cardamine pentaphylla					—				—				—		—	—		
Cardamine pinnata					—			—?										
Cardamine pratensis	—				—		—						—					
Cheiranthus Cheiri		—			—		—		+	—		—	—		—	—	—	
Chorispora tenella	—		—		—		—	—	—	—	—		—		—	—	—	—
Diplotaxis tenuifolia	—		—		—				—	—			—		—	—	—	—
Draba nemorosa	—		—		—		—		—		—		—		—	—	—	—
Erophila verna																		
Eruca sativa					—						—							—
Erucastrum Pollichii			—		—		—		—	+			—		—	—	—	—
Erysimum cheiranthoides			—		—					—			—		—	—		—
Erysimum repandum	—	—	—		—		—		—			—	—		—	—		
Hesperis matronalis														—				
Hutchinsia alpina			—	—	—					—			—		—	—		—
Iberis amara	—		—				—			—			—		—	—		—
Lepidium campestre			—		—		—		—				—				—	—
Lepidium Draba		—					—		—				—		—	—		
Lepidium latifolium		—			—		—		—	—			—		—	—	—	
Lepidium ruderale							—										—	
Lepidium sativum	—	—	—	—	—		—		—	—		—	—		—	—		—
Lepidium virginicum	—	—	—		—		—		—	—	+		—			—	—	
Lunaria annua			—				—											—
Lunaria rediviva					—		—		—	—		+	—	—		—		
Matthiola incana		—	—		—		—		—	—			—		—		—	—
Neslea paniculata	—		—		—		—	—		—			—			—	—	
Raphanus Raphanistrum					+?					—			+			—		
Raphanus sativus	—	—			+?		—		—	—		—	+	—	—?	—		
Reseda luteola			—		—								—	+	—	—		—
Roripa islandica	—				—													
Senebiera coronopus	—		—		—		—		—	—			—		—	—		
Sinapis alba		—			—?			—	—	—		—	—?			—		—
Sinapis arvensis	—	—			—?				—	—			—?	—	+	—		—
Sisymbrium officinale	—	—	—	—			—					—	—	—	—	+	—	—
Sisymbrium pannonicum			—		—		—						—		—			
Sisymbrium Sophia	—	—	—	—	—		—		—				—		—	—	—	—
Stenophragma *Thalianum*					—				—	—			—		—	—		
Thlaspi alpestre																	+	—
Thlaspi arvense							—				—					—	—	—
Thlaspi perfoliatum																	—	+
Turritis glabra		—	—	—	—		—		—	—			—		—	—		

sitica zu ziehen seien. Als Grundlage für diese Erwägungen mag die Alfred Fischer'sche Bearbeitung der Phycomyceten in Rabenhorst's Kryptogamenflora dienen (1892, p. 445).

Alfred Fischer spaltet die Gattung *Peronospora* in 2 Gruppen, die *Calothecae* und die *Leiothecae.* Bei den erstern ist das Epispor mit warzenförmigen oder zu Maschen verschmolzenen leistenförmigen Verdickungen regelmäßig besetzt, bei den letztern dagegen ist das Epispor glatt oder in einige unregelmäßige Falten ausgezogen, doch niemals regelmäßig warzig oder netzig. Die *Calothecae* scheiden sich ihrerseits nach der Art ihrer Skulpturen in die *Verrucosae* und die *Reticulatae.* Bei den *Leiothecae* hingegen reichen die Oosporen zur weitern Charakterisierung nicht mehr aus. Deshalb wird nun die Beschaffenheit des Oogons zu Hülfe gezogen. Ist die Oogonwand dünn, einschichtig, und fällt sie bei der Sporenreife zusammen, so gehört der Pilz in die Untergruppe der *Effusae.* Ist sie dagegen dick, mehrschichtig und daher auch nach der Sporenreife beständig, so haben wir es mit der Untergruppe der *Parasiticae* zu tun. Da aber Alfred Fischer die *Effusae* immer noch über alle Maßen anwachsen sieht, so geht er bei ihnen in der Gliederung noch weiter und stützt sich dabei auf die Conidienträger. Dieses Verfahren hat den großen Vorteil, daß dann nach demselben Prinzip auch für die oosporenlosen Formen eine gewisse Übersicht geschaffen werden kann. Sind nämlich die letztern Zweige der Conidienträger gerade oder nur sehr schwach gebogen und sind die Gabeläste gleichartig, gerade, nie zangen- oder kleiderhakenförmig, so gehört der Pilz zu den *Divaricatae.* Sind die letzten Verzweigungen nur schwach gebogen, die Gabeläste verschieden gestaltet, bald kurz pfriemlich und spreizend, bald schwach kleiderhaken- oder zangenförmig, so gehört die Form zu den *Intermediae.* Sind endlich die letzten Zweige immer gekrümmt und die Gabeläste stark gebogen, kleiderhaken-, krallen- oder zangenförmig, so liegt eine Vertreterin der *Undulatae* vor.

Bei den *Divaricatae* und *Undulatae* sind nun die Träger recht gleichmäßig gebaut, sodaß diese Abteilungen als gut charakterisiert gelten können. Bei den *Intermediae* hingegen treten so große Schwankungen auf, z. B. bei *Peronospora effusa,* daß diese Abteilung nur als provisorisch aufzufassen ist. — Um dann innerhalb dieser Grenzen noch feinere Gliederungen durchzuführen, berücksichtigt Alfred Fischer auch noch die Form der Conidien und gelangt so anscheinend mühelos zu kleinen, leicht charakterisierbaren Sippen, die ihrerseits nur eine einzige oder höchstens ein halbes Dutzend Spezies umfassen.

Dieses System hat nun nicht ungeteilte Billigung erfahren. Besonders Berlese macht geltend, daß die weitgehende Verwendung der Oosporen aus praktischen Gründen nicht zu empfehlen sei; der Sammler finde in der Natur draußen hauptsächlich Conidienträger und Conidien und müßte, um in den Besitz von Dauersporen zu gelangen, erst noch im Herbst ein zweites Mal unter den ver-

welkten Blättern nachsuchen. Mutatis mutandis ist Berlese also mit einem Phanerogamen-Systematiker zu vergleichen, der die Verwendung der Früchte im System vermeiden will, und zwar aus dem Grunde, weil man sie gewöhnlich zur Blütezeit noch nicht in ausgewachsenem Zustande vorfinden kann. Berlese sieht sich daher gezwungen, hauptsächlich auf die Form der Conidienträger abzustellen und auch die Arten aus den Oosporen-Gruppen der *Verrucosae, Reticulatae* und *Parasiticae* auf die Conidienträger-Abteilungen der *Divaricatae, Intermediae* und *Undulatae* zu verteilen.

Gegen dieses Verfahren wird nun von Jaczewsky (1901, p. 54) eingewendet, daß eben doch schließlich die Oogone und Oosporen die einzig konstanten Merkmale darstellen, während ein System, aufgebaut auf die Conidienträger, als ein Versuch mit untauglichen Mitteln aufzufassen sei; denn weder die Anzahl der Verzweigungen noch die Winkel, unter denen diese stehen, seien konstant, und ebensowenig dürfe man sich auf die Krümmungen der Gabeln verlassen, da diese in den meisten Fällen von den Einwirkungen des Lichtes abhängen. So arg steht es nun mit der Unbeständigkeit der Conidienträger-Formen doch nicht ganz. Vor allem ist mir nicht bekannt, inwiefern das Licht einen Einfluß auf die Gestalt der Gabeln besitzt, da Jaczewsky hierüber keine genauern Angaben macht. Auch wenn es sich aber zeigen sollte, daß unter anormalen Umständen auch entsprechend anormale Formen entstehen, wie wir dies eingangs erwähnt haben für Träger, die erst in der Pflanzenpresse wuchsen, so darf dennoch eine gewisse Konstanz jener Organe immer noch nicht geleugnet werden. Hypertrophien kommen schließlich überall vor, und es wird niemand so weit gehen wollen, deshalb die Anwesenheit eines Mittelschlages kurzerhand in Abrede zu stellen. Wenn es ja keinen Mittelschlag gäbe, so hätte der Begriff der Anomalie überhaupt nicht gebildet werden können.

Andererseits hat Jaczewsky insofern Recht, als eben nur selten oder vielleicht gar nie alle Conidienträger eines Rasens ohne Ausnahme einem einzigen bestimmten Typus angehören. Die Fülle der Modifikationen ist im Gegenteil bei jenen Mittelschlagsformen oft so groß, daß ihr charakteristischer Zug, gewissermaßen das morphologische Leitmotiv, direkt herausgeschält werden muß. Es mag also in besonders ungünstigen Fällen sogar vorkommen, daß beim Entscheid in erster Linie der systematische Takt des betreffenden Untersuchers das gewichtigste Wort mitspricht. Dies ist aber nicht nur bei den Conidienträgern der Fall, sondern auch bei den Oosporen (vergl. die Kontroverse zwischen Günther Beck und Alfred Fischer, 1892, p. 478) und dasselbe kommt schließlich in der Systematik überall vor. — Abgesehen von jenen Unstimmigkeiten bei der Abteilung der *Intermediae* scheint es mir also, als habe Alfred Fischer mit seiner Einteilung allen diesen Umständen am besten Rechnung getragen und als sei dasjenige System vorzuziehen, welches die konstantesten Organe, die Oogone

und Oosporen, zur Bildung der Hauptgruppen verwendet, dann die weniger konstanten, die Conidienträger, zur Umgrenzung der Unterabteilungen, und schließlich die am schwierigsten zu charakterisierenden, die Conidien, zur Beschreibnng der einzelnen Spezies.

Durch Annahme eines solchen Systems sind aber die Richtlinien für die Speziesumgrenzung innerhalb der Gattung *Peronospora* festgelegt: Wir verwenden die Dauersporen und die durchgehenden Züge der Conidienträger zur Bildung der Speziesgruppen, sodaß uns zur Unterscheidung der einzelnen Spezies neben individuellen Besonderheiten der Conidienträger wie Gabellänge, intensivere oder schwächere Krümmung der Gabeläste, Häufigkeit der Verzweigung, Dicke der Zweige und Gabeln, schlanke oder angeschwollene Basis usw. vor allem die Conidien übrig bleiben. Besitzen also zwei Peronosporaformen wesentlich gleiche Oogone und Oosporen, so gehören sie in dieselbe Gruppe; stimmen sie überein in den wesentlichen Zügen ber Conidienträger, so gehören sie zur gleichen Unterabteilung (die Taufe dieser Stufenleiter mag vorläufig unterbleiben) und stimmen sie überein in ihren Conidien, so gehören sie zur selben Art. Sind die Conidien aber in Form und Größe verschieden, oder zeigen sich bei den andern Organen individuelle Differenzen, so müssen zwei besondere Arten aufgestellt werden.

Bei konsequenter Anwendung dieses Einteilungs-Prinzipes auf unsere Cruciferen bewohnenden Peronosporaformen gestalten sich die Verhältnisse folgendermaßen [1]). Nach den Ausführungen des ersten Teiles sind die Oogone und Oosporen auf allen Cruciferenwirten im großen und ganzen gleich gebaut; unsere Peronosporaformen gehören also jedenfalls in dieselbe Gruppe. Ungleich schwieriger gestaltet sich der Entscheid in Bezug auf die Conidienträger. Echte *Divaricate* sind jedenfalls unter ihnen nicht vorhanden. Zu den *Intermediae* können wir hingegen die Form auf *Alliaria officinalis* (fig. 1), *Arabis alpina* (fig. 7) und *Roripa islandica* (fig. 27) zählen, ferner zu den typischen *Undulatae* die Formen auf *Capsella Bursa pastoris* (fig. 13), *Lunaria rediviva* (fig. 24), *Sisymbrium intermedium* (fig. 33), *Sis. officinale* (fig. 34), *Sis. orientale* (fig. 35), *Thlaspi alpestre* (fig. 40) und *Turritis glabra* (fig. 43). Bei den Vertretern des Mittelschlages, z. B. *Alyssum calycinum* (fig. 4), *Camelina sativa* (fig. 12) und *Isatis tinctoria* (fig. 22) verfließen aber die Merkmale so sehr ineinander, daß jede Zuteilung eine Willkür in sich schließt. Nun ist ja freilich Aussicht vorhanden, durch etwas andere Umschreibung der Conidienträgerklassen das Problem bedeutend zu vereinfachen; doch gänzlich aus der Welt schaffen läßt es sich sicherlich nicht. Schließlich finden sich aber derartige Zankobjekte in jedem System, und über-

---

[1]) Alfred Fischer hat zwar die Untergruppe der *Parasiticae* nicht weiter gegliedert, da er in dieser Kategorie nur 3 Spezies anführen konnte. Seither ist aber die Zahl der Wirte beträchtlich gewachsen, und überdies handelt es sich für uns nicht bloß darum, eine Lösung zu finden, die für *Peronospora parasitica* allein paßt, sondern womöglich einen Modus der Speziesumgrenzung zu bestimmen, der sich auf alle Peronosporaarten anwenden läßt.

dies ist die Zuteilung zu einer Art-Gruppe ein Akt von sekundärer Wichtigkeit, der gegenüber der Hauptsache, der klaren Umgrenzung der betreffenden Art selber, doch sehr in den Hintergrund tritt. Und das wäre eben der Hauptvorteil dieser Gliederungsart, daß die verschiedenen Spezies leicht und eindeutig charakterisiert werden könnten; denn jeder faßbare und beschreibbare morphologische Unterschied berechtigt zur Aufstellung einer neuen Spezies, sofern er konstant ist, wobei er aber in seinen Extremen in andere Formen überfließen kann, wie das z. B. bei den Conidiengrößen der Fall ist — und sofern die biologische Spezialisation parallel geht, sodaß letzterdings schon der Name des Wirtes zur eindeutigen Bestimmung genügt. Schließen sich aber zwei Formen nur biologisch aus, so sind sie bloße formae speziales oder spezies sorores. Die Conidienträger, deren Verwendung, wie wir gesehen haben, stets unzulänglich bleiben muß, dienen demnach mit den Dauersporen nur zur Beschreibung der Speziesgruppen, die also in einzelnen Fällen nicht scharf abgegrenzt werden können, die Spezies aber, die Einheiten, sind nach diesem Prinzip in ihrem leichtest erkennbaren Merkmale — der physiologischen Auswahl einer bestimmten Wirtspflanze — konstant und indiskutabel. Wir gelangen also auf diesem Wege dazu, die ursprünglichen Merkmale, die morphologischen nämlich, zu Gunsten der später hinzugekommenen und überhaupt im System auch sonst nur als sekundär gedachten biologischen Charaktere zurückzuschieben und letztere für den praktischen Gebrauch und für die Nomenklatur in den Vordergrund treten zu lassen. Dabei ist aber zu beachten, daß dieser Grundsatz der Speziesumgrenzung nicht einmal prinzipiell neu ist; denn er wird in der Uredineen-Systematik bereits gehandhabt.

Gina Jakob (1915, p. 651) sqq.) hatte z. B. herausgefunden, daß *Uromyces Kabatianus* auf *Geranium pyrenaicum* nicht überzugehen vermag auf *Geranium silvaticum*, den Hauptwirt des *Uromyces Geranii*. Überdies stellte sie fest (cf. ihre fig. 7), daß schon bei 200 Messungen die Längen und die Breiten der Teleutosporen der beiden Uredineen sich verschieden anordnen. Bei *Uromyces Kabatianus* liegt das Häufigkeitsmaximum der Längen bei 35 μ, dasjenige der Breiten bei 20 μ, bei *Uromyces Geranii* dagegen für die Längen bei 30 μ, für die Breiten bei 22,5 μ. Gewichtiger aber als diese und überhaupt jegliche morphologischen Unterschiede der beiden Pilze fällt für Gina Jakob in die Wagschale, daß die beiden Uromycesarten sich biologisch teilweise ausschließen.

Soweit dürfen wir nun wohl bei *Peronospora* kaum gehen. Die biologischen Arten im strengen Sinne des Wortes, die sich also einzig durch ihre verschiedene Wirtswahl unterscheiden, müssen konsequenterweise den vollwertigen morphologischen Arten untergeordnet werden, wenngleich diese Anschauung, daß das morphologische Moment derart über das biologische vorwiegen solle, nur aus der ursprünglich leichtern Erkennbarkeit und dem daraus folgenden größern Alter des erstern hervorgegangen ist. Nichtsdestoweniger kann auch bei *Peronospora parasitica* das biologische Moment nicht genug betont werden, indem die morphologischen

Merkmale zur klaren und scharfen Charakterisierung, gewissermaßen zur isolierenden Abgrenzung der Arten, meist vollständig versagen; denn wir haben es nicht nur mit einer einzigen rundlichen und einer einzigen länglichen Form zu tun wie in dem zitierten Uromycesbeispiel, sondern mit über 50 Conidientypen, die, wie die Figuren 8, 14, 18, 27, 36, 43 und 50 und die Tabelle der Mittelwerte auf Seite 120 sqq. uns zeigen, sich gleitend anordnen, also oft nur minutiöse Unterschiede aufweisen, und von denen doch jede einzelne Form von jedem Beobachter müßte erkannt werden können.

In einzelnen Ausnahmefällen kann man sich zwar näherungsweise durch ein kontradiktorisches Verfahren zu behelfen suchen, indem jedenfalls die auf den beiden Enden gelegenen Mittelwerte oder Kurven resp. die durch sie vertretenen Conidien wohl kaum verwechselt werden können. In Figur 45 wird der linke Flügel gebildet durch die Formen auf *Arabis hirsuta, Barbaraea vulgaris, Berteroa incana, Biscutella laevigata, Cardamine pinnata, Conringia orientalis, Erophila verna, Neslea paniculata* und *Roripa islandica,* alles Formen, die nach der Mitte hin nur wenig über den Wert von 20,8 μ hinausgehen. Umgekehrt besteht der rechte Flügel aus den Formen auf *Chorispora tenella, Hesperis matronalis, Lepidium virginicum, Lunaria rediviva, Nasturtium montanum, Sisymbrium canescens* und *Sis. Sophia,* Formen, die ihrerseits nur wenig unter den Betrag von 20,8 μ hinabsteigen. Das beiden Gruppen gemeinsame Areal ist schraffiert und beträgt ca 2 % der gesamten Kurvenfläche, will sagen: unter 50 Conidien finden wir ein einziges Individuum, das sowohl zur einen als zur andern Gruppe gehören könnte. Die beiden Gruppen schließen sich demnach praktisch aus. Wenn wir also ein infiziertes Blattstück von *Nasturtium montanum* und ein solches von *Cardamine pinnata* erhalten, so werden wir schon aus der bloßen Betrachtung der Conidiendimensionen die Gewißheit haben, daß diese beiden Rasen nicht derselben Peronosporaform angehören können, ohne freilich im Stande zu sein, den Pilz nun wirklich als die Form auf *Nasturtium montanum* oder als diejenige auf *Cardamine pinnata* zu bestimmen.

Je mehr wir uns aber der Mitte nähern, umso schwieriger wird dieses Verfahren, und schließlich läßt es uns vollständig im Stich, sodaß uns, wenn wir allein auf die Conidiengrößen angewiesen wären, dasselbe Schicksal widerfahren würde, wie es Baur (1914, p. 315) für die Gattung *Cladonia* schildert. „Scheinbar bestehen auch, wenn man sich auf die Cladonien eines eng begrenzten Gebietes beschränkt, ganz deutliche, natürliche Artgrenzen, d. h. zwischen bestimmten größern oder kleinern Gruppen von Elementararten, Linien oder wie man sonst sagen will, gibt es keine Zwischenformen. Aber die an einem Ort gerade zufällig fehlenden Zwischenformen leben häufig irgendwo anders, und ich glaube, daß es unschwer möglich sein dürfte, wenn man nur Europa, Nordasien und Nordamerika in Betracht zieht, eine Kollektion von

Cladonien zusammenzubringen und sie in einer langen Reihe so auszulegen, daß kein Mensch mehr eine Artgrenze erkennen kann.

Ein ähnliches Beispiel beschreibt Winogradsky (1888, p. 25) für *Beggiatoa alba*, deren Fadendicke sich in der Kultur als konstant erweist und bei der nun von den dünnsten Formen mit nur 0,8 μ Durchmesser bis zu den dicksten mit 8,5 μ so allmähliche Übergänge bestehen, daß eine natürliche Grenze nirgends gezogen werden kann. Um dennoch eine Einteilung zu ermöglichen, schlägt Winogradsky vor, die Speziesgrenzen ganz willkürlich nach dem Metersystem zu fixieren, nämlich Fadendicke bis 1 μ: *Beggiatoa minima*; 1—2,5 μ: *Beggiatoa media*; 2,5—4 μ: *Beggiatoa alba* usw., wobei natürlich um 1 μ oder um 2,5 μ herum die Zuteilung zu der einen oder der andern Art immer noch allerhand Schwierigkeiten bereiten mag. Ferner müssen wir aber bedenken, daß eine Parallele zwischen diesen Beggiatoaceen oder den Cladonien Baur's einerseits und unserer gleitenden Reihe der Mittelwerte andererseits nur formell, nicht aber inhaltlich gezogen werden darf; denn die von Winogradsky untersuchten Beggiatoaformen sind eben nur vegetative Klone, bei denen wir über die Vererbbarkeit der Fadendicke wegen mangelnder Kenntnis der sexuellen Verhältnisse (sofern überhaupt solche da sind) gar nichts aussagen können, und in ähnlicher Weise muß auch bei den Cladonien immer noch der Einwand berücksichtigt werden, ob es sich nicht nur um verschiedene Wuchsformen handeln könnte, eine Frage, die nur durch Kulturversuche ähnlich den unsern klargelegt werden kann. In beiden Beispielen sind also die Bedingungen und das Wesen der Variabilität noch gar nicht klargelegt, währenddem für *Peronospora parasitica* feststeht, daß die morphologische Differenzierung mit einer physiologischen parallel geht, und zwar sind gemäß der Tabelle über die Infektionsresultate die Peronosporaformen mit hinlänglich verschiedenen Mittelwerten alle biologisch so scharf spezialisiert, daß schon die Nennung ihres Wirtes fast ausnahmslos zur eindeutigen Charakterisierung genügt. Wir haben also bei unserer *Peronospora* gegenüber den Cladonien und Beggiatoaceen einerseits und gegenüber den Kreuzungen bei vielen fremdbefruchtenden Phanerogamen andererseits den immensen Vorteil voraus, daß der Wirt eine äußerst tiefgreifende Auslese trifft, jegliche Kreuzung und Mischung verhindert und so als entscheidendes Merkmal in der Artdiagnose verwendet werden darf. (cf. Ed. Fischer 1917, p. 3.)

Doch kann auch bei unserm Material unter Umständen eine Streitfrage auftauchen, die einer grundsätzlichen Entscheidung bedarf, nämlich die Frage, bis zu welchem Umfange wir Peronosporaformen als biologische Arten bezeichnen wollen. In dem einen Falle ist ja die Sache vollständig klar. Wenn es sich z. B. zeigen sollte, daß auf den verschiedenen Lepidiumarten der Pilz biologisch spezialisiert ist, und wenn nun durch noch genauere Untersuchungen, als ich sie durchführte, zwischen der *Peronospora* auf den betreffenden Lepidiumwirten keinerlei morphologische Differenzen herausgebracht werden könnten, so lägen biologische Arten vor, wie man sie allgemein anerkennt. In einem andern

Falle aber könnte doch eine grundsätzliche Meinungsverschiedenheit sich geltend machen. Die Zahl der auf den verschiedenen Cruciferenwirten verschiedenen Peronosporaformen wird nämlich mit der Zeit auf über 100 ansteigen, und da ist die Wahrscheinlichkeit sehr groß, daß 2 Peronosporaformen auf 2 einander nicht näher verwandten Wirtspflanzen gewissermaßen als Konvergenzerscheinung die gleichen Conidiendimensionen und die gleichen Eigentümlichkeiten in der Trägergestalt aufweisen und deshalb dem Buchstaben nach als biologische Arten aufgefaßt werden müssen. Dabei ist aber zu berücksichtigen, daß die Mittelwerte nicht bis auf Hundertstel genau dem Idealbild einer Peronosporaform entsprechen, sondern daß die früher diskutierten Fehlerquellen unter Umständen beträchtliche Abweichungen zur Folge haben können. Wollten wir nun zwei Peronosporaformen auf einander nicht im geringsten verwandten Cruciferenarten als morphologisch identisch bezeichnen, so müßten wir erst noch durch langwierige Erwägungen entscheiden, ob die Differenz zwischen den zwei Mittelwerten größer sei als der mittlere Beobachtungs- und Materialfehler; denn nur wenn das zutrifft, ist die Nichtidentität sichergestellt. Da nun aber bei wachsender Zahl der Peronosporaformen die Intervalle zwischen den Mittelwerten stellenweise immer kleiner werden, so muß es so weit kommen, daß das Schrittchen von einem Mittelwert zum andern eine gewisse Strecke weit sowohl für die Länge als für die Breite geringer ist als der mittlere Fehler, sodaß das ganze Stück zwischen den zwei größern Lücken als eine Art zusammengefaßt werden müßte. Diese ad absurdum führende Handhabung können wir nur vermeiden, wenn wir für den Fall, daß auf systematisch entfernt stehenden Cruciferenwirten morphologisch gleiche — oder wenigstens für unsere unzulängliche Beobachtung morphologisch gleiche — Peronosporaformen vorkommen sollten, zur Aufstellung von besondern vollwertigen Arten, die bloße Verschiedenheit der Wirte als hinreichend annehmen und so den Grundsatz der morphologischen Differenziertheit modifizieren. Diese Lösung ist nicht so willkürlich, wie sie auf den ersten Blick scheinen möchte. Vor allem dürfen wir nicht vergessen, daß diese Konvergenzerscheinung nur höchst selten eintritt, also eine Ausnahme darstellt. Überdies ist sie wahrscheinlich ein bloßer Zufall, für welchen ohne weiteres die konventionellen Forderungen zweckentsprechend ausgelegt werden dürfen. Auch bei Berücksichtigung dieser formalen Unstimmigkeit bleibt also der Grundsatz bestehen, daß die *Peronospora* auf jedem Cruciferenwirt, sofern sie nicht mit derjenigen auf näher verwandten Arten morphologisch übereinstimmt, als besondere Spezies aufzufassen ist.

Im Folgenden sollen die Diagnosen derjenigen Peronosporaformen gegeben werden, die ich als neue Arten abtrennen möchte. Da aber zu Beginn dieser Arbeit das nun erreichte Resultat nicht erwartet wurde, so sind damals bei einigen Formen die Angaben nicht mit der allerletzten Genauigkeit durchgeprüft worden. In gleicher Weise wurden auch die Synomyme und die Exsiccaten nicht vollständig gesammelt und notiert; dennoch zitiere ich an

Synonymen, was mir zu Gesichte kam, währenddem ich die Exsiccaten weglasse, in der Hoffnung, sie später in einer weitergehenden monographischen Bearbeitung der Gattung *Peronospora* zugleich mit eventuellen Richtigstellungen in den Beschreibungen publizieren zu können. — Da ferner eine systematische Gliederung der neuen Arten nur sub specie totius generis durchgeführt werden kann, so lasse ich die übrigens möglichst kurz gehaltenen Beschreibungen meist alphabetisch nach den Namen der Wirtspflanzen folgen.

Peronospora Niessleana Berlese (1904, p. 275).

Synonyme:

Mucor Erysimi Sowerbi 1803 (nom. nud. in tab. 400, fig. 7).

Per. parasitica Pers. f. *Alliariae* Schneider 1964 (nom. nud. in sched. Herb. Schles. Pilze 17).

Per. parasitica de By f. *Alliariae* G. Winter 1871 (nom. nud. in sched. Herb. Mus. Berol.).

Per. parasitica de By. f. *Alliariae* de Thümen 1874 (nom. nud. in sched. Herb. Mus. Berol.).

Per. parasitica Ung. f. *Alliariae* Schneider (Rabh. Fungi europ. 793, nom. nud. in sched.).

Per. parasitica Tul. f. *Alliariae* Schneider (nom. nud. in sched. ex herb. de Thümen. Herb. Mus. Berol.).

Die Diagnose von Berlese muß durch Folgendes ergänzt werden: Oogoniis e tunica persistenti formatis, 54—96 μ diam.; oosporis globosis 32—47, fere 37—40 μ diam. In foliis et siliquis Alliariae officinalis Antiz.

Peronospora Alliariae Wasabi.

Caespitulis densissimis; conidiophoris singulis (?) e stomatibus erumpentibus, 550—650 μ altis, furcis literae „sigma" similiter arcuatis; conidiis late ovoideis 14—27, fere 21—24 μ longis, 13—22, fere 18—21 μ latis, longitudine media 20,42 μ, latitudine media 18,69 μ; oogoniis et oosporis ignotis; In foliis *Alliariae Wasabi* (Maxim) Prantl.

Peronospora Alyssi calycini.

Synonyme:

Per. parasitica Pers. f. *Alyssi* A. Walther 1876 (nom. nud. in sched. Herb. Mus. Berol.).

Caespitulis raris, difficile visibilibus; conidiophoris singulis e stomatibus erumpentibus, 250 μ altis, furcis inaequalibus, fere 20 μ longis, forcipi aut literae „sigma" similibus (fig. 4); conidiis ellipsoideis, 16—32, fere 22—27 μ longis, 13—24, fere 16—21 μ latis, longitudine media 24,61 μ, latitudine media 18,69 μ; oogoniis et oosporis ignotis. In ramis et foliis Alyssi calycini L. Anhuc Alyssum campestre L. addendum sit?

Peronospora Alyssi incani.

Caespitulis densis, tergum foliorum omnino protegentibus; conidiophoris pluribus (3—9) coalitis, gracilibus, 300—1000, fere 500—600 μ altis, furcis brevibus, literae „sigma" similibus, imperfecte curvatis; conidiis ellipsoideis aut globosis, 14—26, fere 17—22 μ longis, 10—23, fere 16—21 μ latis, longitudine media 19,94 μ, latitudine media 18,22 μ; oogoniis et oosporis ignotis. In foliis *Alyssi incani* L.

Peronospora Arabidis alpinae.

Caespitulis raris, in tergo foliorum expansis; conidiophoris singulis e stomatibus erumpentibus, 400 μ altis, furcis inaequale longis (ramus maior 30—80 μ, ramus minor 20—40 μ), aliquantum curvatis, parte extrema inflexis (cf. fig. 7); conidiis late ellipsoideis, 12—31, fere 21—26 μ longis, 12—28, fere 20—24 μ latis, longitudine media 23,11 μ latitudine media 20,92 μ; oogoniis et oosporis ignotis. In foliis *Arabis alpinae* L. et. *A. albidae* Stev.

Peronospora Arabidis glabrae.

Caespitulis rarissimis, caules et inflorescentias protegentibus, conidiophoris fere singulis e stomatibus exeuntibus, 300—400 μ altis, furcis 30—80 μ longis, literae sigma similiter curvatis; conidiis late ellipsoideis, 12—31, fere 21—27 μ longis, 12—26, fere 21—24 μ latis, longitudine media 23,77 μ, latitudine media 21,91 μ; oogoniis et oosporis ignotis. Habitat *Arabidem glabram* Bernh.

Peronospora Arabidis hirsutae.

Caespitulis densis, in caulibus et foliis expansis; conidiophoris plurimis (1—6) coalitis, 400 μ altis, furcis 30—80 μ longis, literae „sigma" similiter curvatis; conidiis ellipsoideis, 11—23, fere 15—18 μ longis, 8—20, fere 11—16 μ latis, longitudine media 16,12 μ, latitudine media 13,92 μ; oogoniis et oosporis ignotis. Habitat *Arabidem hirsutam* (L.) Scop. et. *Arabidem arenosam* Scop.

Peronospora Arabidis oxyphyllae.

Caespitulis densis, in tergo foliorum expansis; conidiophoris, 5—8 ies ramosis, singulis vel plurimis (1—8) e stomatibus exeuntibus, 120—300 μ altis, ramis undulatis, furcis literae sigma similiter curvatis; conidiis ellipsoideis, 16—29, fere 21—25 μ longis, 12—23, fere 16—19 μ latis, longitudine media 23,05 μ, latitudine media 18,03 μ; oogoniis et oosporis ignotis. Habitat *Arabidem oxyphyllam* Greene.

Peronospora Arabidis Turritae.

Caespitulis raris, in tergo foliorum expansis; conidiophoris singulis e stomatibus exeuntibus, 200—250 μ altis, furcis 30—80 μ longis, literae sigma similiter curvatis; conidiis late ellipsoideis, 11—24, fere 16—20 μ longis, 9—23, fere 15—19 μ latis, longi-

tudine media 19,17 μ, latitudine media 17,32 μ; oogoniis et oosporis ignotis.

Peronospora Barbaraeae.

Synonyme:

Per. parasitica de By. f. *Barbaraeae* G. Winter 1870 (nom. nud. in sched. Herb. Mus. Berol.).

Caespitulis densissimis, in tergo foliorum expansis; conidiophoris plurimis (2—6) coalitis, 250—300 μ altis, furcis literae „sigma" similiter curvatis vel parte ultima inflexis; conidiis globosis, 11—25, fere 14—18 μ longis, 9—18, fere 13—16 μ latis, longitudine media 16,58 μ, latitudine media 14,26 μ; oogoniis et oosporis ignotis. Habitat *Barbaraeam vulgarem* RBr.

Peronospora Berteroae.

Synonyme:

Per. parasitica Pers. f. *Berteroae* Gerhardt 1869 (nom. nud. in sched. Schneider, Herb. schles. Pilze 121).

Per. parasitica de By. f. *Berteroae* de Thümen 1871 (nom. nud. in sched. Herb. Mus. Berol.).

Caespitulis rarissimis; conidiophoris singulis e stomatibus exeuntibus, 150—450 μ altis, paullum ramosis, furcis brevibus, irregularibus; conidiis fere globosis, 12—21, fere 16—18 μ longis, 12—20, fere 15—17 μ latis, longitudine media 17,36 μ, latitudine media 16,04 μ; oogoniis et oosporis ignotis. Habitat *Berteroam incanam* (L) DC.

Peronospora Biscutellae.

Caespitulis rarissimis, in tergo foliorum expansis; conidiophoris gracillissimis e singulis, stomatibus exeuntibus, 700 μ altis, furcis 30—80 μ longis, literae sigma similiter curvatis; conidiis fere globosis, 11—23, fere 14—19 μ longis, 9—20, fere 13—17 μ latis, longitudine media 17,02 μ, latitudine media 15,69 μ; oogoniis et oosporis ignotis. Habitat *Biscutellam laevigatam* L.

Peronospora Brassicae.

Synonyme:

Per. parasitica de By. f. *Napi oleiferae* de Thümen 1873 (nom. nud. in sched., fungi austriaci 1038).

Caespitulis raris, in caulibus, foliis et cotyledonibus expansis; conidiophoris fere singulis vel binis e stomatibus exeuntibus, 400 μ altis, furcis literae sigma similiter curvatis vel parte ultima inflexis; conidiis leviter ellipsoideis, 12—28, fere 16—22 μ longis, 11—23, fere 16—19 μ latis, longitudine media 19,65 μ, latitudine media 17,42 μ; oogoniis e tunica persistenti formatis, singulis in foliis, 35—50, fere 40 μ diam., oosporis globosis, 25—30, fere 28 μ diam. Habitat *Brassicam Napum* L., *Brass. oleraceam* L., *Brass. Rapam* L. et nonnullas varietates harum specierum.

Die Vermutung, daß die *Peronospora* auf *Brassica* sich biologisch von der übrigen *Per. parasitica* unterscheide, wurde zuerst ausgesprochen von Schrenk (1905).

Peronospora Gäumanniana Jaap in litt.

Caespitulis densis, in tergo foliorum expansis; conidiophoris plurimis (2—8) coalitis, 300—500 μ altis, furcis 20—65 μ longis, literae „sigma“ similiter curvatis, sed saepe parte ultima inflexis; conidiis late ellipsoideis, 14—29, fere 19—23 μ longis, 11—25, fere 14—21 μ latis, longitudine media 21,31 μ, latitudine media 17,95 μ; oosporis et oogoniis ignotis. Habitat *Berteroam mutabilem* DC.

Peronospora Buniadis.

Caespitulis raris, in tergo foliorum expansis; conidiophoris plurimis (1—9) coalitis, 300—500 μ altis, furcis 15—80 μ longis, literae „sigma“ similiter curvatis; conidiis late ellipsoideis, 16—32, fere 21—26 μ longis, 12—26, fere 19—23 μ latis, longitudine media 22,74 μ, latitudine media 20,30 μ; oogoniis et oosporis ignotis. Habitat *Buniadem orientalem* L.

Peronospora Calepinae.

Caespitulis densis, in caulibus, inflorescentiis et in tergo foliorum expansis; conidiophoris singulis vel plurimis (1—3) e stomatibus exeuntibus, 300—700, fere 400—500 μ altis, furcis 30—80 μ longis, literae „sigma“ similiter curvatis; conidiis late ellipsoideis, 12—33, fere 19—24 μ longis, 9—24, fere 16—20 μ latis, longitudine media 22,46 μ, latitudine media 18,74 μ; oogoniis e tunica persistenti formatis, 35—60, fere 45—50 μ diam, oosporis globosis, 28—37, fere 33—35 μ diam. Habitat *Calepinam irregularem* (Asso) Thellung.

Peronospora Camelinae.

Synonyme:

Per. parasitica Ung. f. *Camelina* J. Kühn 1864 (Rabh. Fungi europ. 790 b. nom. nud. in sched.).

Per. parasitica Pers. f. *Camelinae* Schneider 1869 (nom. nud. in sched. Herb schles. Pilze 123).

Caespitulis raris, in caulibus, foliis et siliquis expansis; conidiophoris (cf. fig. 13) plurimis (2—3) coalitis, 250—300 μ altis, furcis brevibus, irregularibus; conidiis late ellipsoideis, 17—28, fere 21—24 μ longis, 12—24, fere 18—21 μ latis, longitudine media 22,47 μ, latitudine media 19,25 μ; oogoniis frequentissimis in caulibus, e tunica persistenti formatis; ellipsoideis, 43—58, fere 51—54 μ longis, oosporis globosis, 30—34 μ diam. Habitat *Camelinam sativam* (L) Crantz et probabiliter *Camelinam microcarpam* Andrz.

Peronospora parasitica (Pers.) Fries.

Synonyme:

Botrytis parasitica Person 1796 (p. 96).
Botrytis nivea Martius 1817 (p. 342). Als Synonym gibt Martius an: *Uredo candida* Pers. (i. e. *Cystopus candidus* Lév).
Per. parasitica Tul. f. *Capsellae* G. Winter 1870 (nom. nud. in sched. Herb. Berol.).
Per. parasitica de By. f. *Capsellae* de Thümen 1874 (nom. nud. in sched. Herb. Berol.).
Per. parasitica Tul. f. *Capsellae* Fuckel (nom. nud. in sched. Fungi rhenani 6.)
Per. Lepidii (Mc. Alp.) G. Wilson (1914, p. 198) ex parte.

Habitat *Capsellam Bursam pastoris* (L) Mönch et (?) *Capsellam paucifloram* Koch.

Peronospora Cardamines laciniatae.

Caespitulis raris, in tergo foliorum expansis; conidiophoris singulis e stomatibus exeuntibus, 150—300 μ altis, furcis literae „sigma" similiter curvatis vel parte ultima inflexis; conidiis ellipsoideis 12—28, fere 18—22 μ longis, 11—21, fere 12—18 μ latis, longitutine media 19,70 μ, latitudine media 16,23 μ; oogoniis et oosporis ignotis. Habitat *Cardaminem laciniatam* Wood et probabiliter *Card. bulbiferam* (L) Crantz.

Peronospora Dentariae Rabh.

Synonyme:

Per conferta Unger 1847 (p. 314) ex parte.
Per. parasitica Perf. f. *Cardamines* Gerhardt 1869 (nom. nud. in sched. Schneider Herb. schles. Pilze 116).
Per. parasitica de By. f. *Cardamines amarae* de Thümen 1874 (nom. nud. in sched. Herb. Mus. Berol.)
Per. parasitica f. *Cardamines pratensis* Staritz 1874 (nom. nud. in sched. Herb. Mus. Berol.)
Per. parasitica de By. f. *Cardamines sylvaticae* de Thümen 1875 (nom. nud. in sched. Herb. Mus. Berol.)
Per. parasitica (Pers.) de By. f. *Dentariae* Winter (nom. nud. in sched. Herb. Mus. Berol.)

Habitat *Cardaminem amarum* L., *Card. hirsutam* L., *Card. pinnatam* (Lamb.) RBr. et *Card. pratensem* L.

Peronospora Dentariae macrophyllae.

Caespitulis raris, in tergo foliorum expansis; conidiophoris plurimis (6—7 coalitis, 300—400 μ altis, furcis 30—80 μ longis literae sigma similiter curvatis, vel parte ultima inflexis; conidiis ellipsoideis, 16—29, fere 21—26 μ longis, 12—24, fere 18—21 μ latis, longitudine media 23,14 μ, latitudine media 18,81 μ; oogoniis et oosporis ignotis. Habitat *Dentariam macrophyllam* Bge.

Peronospora Cheiranthi.

Synonyme:

Per. parasitica (Pers.) de By. f. *Cheiranthi* O. Pazschke (nom. nud. in sched. Herb. Mus. Berol.)

Per. parasitica (Tul.) f. *Cheiranthi* Fuckel (nom. nud. in sched. Fungi rhenani 1501).

Per. parasitica (Fr.) de By. f. *Cheiranthi cheiri* Roumeguère 1884 (nom. nud. in sched. Fungi Gallici excicc. 2926).

Caespitulis densissimis, in caulibus, inflorescentis et foliis expansis; conidiophoris plurimis (1—8) coalitis, 400—500 μ altis, variabilibus, furcis acutangulo-divergentibus vel arcuatis vel undulatis, 15—85 μ longis, 12—24, fere 16—21 μ latis, longitudine media 23,19 μ, latitudine media 18,23 μ; oogoniis et oosporis ignotis. Habitat *Cheiranthum Cheiri* L.

Peronospora Chorisporae.

Caespitulis raris, in tergo foliorum expansis; conidiophoris 300—400 μ altis, furcis 40—90 μ longis, literae „sigma" similiter curvatis; conidiis ellipsoideis, 19—29, fere 24 – 27 μ longis, 17—26, fere 21—24 μ latis, longitudine media 25,14 μ, latitudine media 22,72 μ; oogoniis et oosporis ignotis. Habitat *Chorisporam tenellam* DC.

Peronospora Conringiae.

Caespitulis densis, in tergo foliorum expansis; conidiophoris plurimis (2—3) coalitis, gracilibus, 500 – 600 μ altis, furcis literae „sigma" similiter curvatis vel parte ultima inflexis; conidiis parvulis, late ellipsoideis, 12—21, fere 14—16 μ longis, 11—16, fere 13—15 μ latis, longitudine media 15,39 μ, latitudine media 13,71 μ; oogoniis et oosporis ignotis. Habitat *Conringiam orientalem* Dum.

Peronospora Diplotaxidis.

Caespitulis rarissimis, in tergo foliorum expansis; conidiophoris singulis e stomatibus exeuntibus, 300—400 μ altis, furcis irregularibus, fere brevibus; conidiis ellipsoideis, 12—26, fere 18—21 μ longis, 11—27, fere 15—19 μ latis, longitudine media 18,88 μ, latitudine media 16,52 μ; oogoniis et oosporis ignotis. Habitat *Diplotaxidem tenuifoliam* (L) DC.

Peronospora Drabae.

Caespitulis rarissimis, in tergo foliorum expansis; conidiophoris singulis e stomatibus exeuntibus, 300—400 μ altis, furcis fere brevibus, literae „sigma" similiter curvatis vel irregularibus; conidiis parvis, ellipsoideis, 11—24, fere 16—21 μ longis, 9—21, fere 14—18 μ latis, longitudine media 17,64 μ, latitudine media 15,81 μ; oogoniis et oosporis ignotis. Habitat *Drabam carolinianam* Walt. et *Drabam nemorosam* L.

Peronospora Erophilae.

Synonyme:

Per. parasitica Pers. f. *Erophilae* Gerhardt 1869 (nom. nud. in sched. Schneider Herb. schles. Pilze 122).

Per. parasitica de By. f. *Drabae* G. Winter 1871 (nom. nud. in sched. Herb. Mus. Berol.)

Per. parasitica de By. f. *Drabae* B. Frank 1877 (nom. nud. in sched. Rabh Fungi europ. 2346).

Caespitulis densissimis, in toto tergo foliorum expansis; conidiophoris fere plurimis (1—6) e stomatibus exeuntibus, gracilibus, 400 μ altis, literae „sigma" similiter curvatis vel irregularibus; conidiis parvulis, late ellipsoideis, 11—21, fere 13—16 μ longis, 8—18, fere 11—14 μ latis, longitudine media 15,17 μ, latitudine media 13,11 μ; oogoniis et oosporis ignotis. Habitat *Erophilam vernam* (L) E. Mey.

Peronospora Erucastri.

Caespitulis rarissimis, in tergo foliorum expansis; conidiophoris plurimis (2—3) e stomatibus exeuntibus, 300 μ altis, furcis literae „sigma" similiter curvatis vel parte ultima inflexis; conidiis ellipsoideis, mutabilibus, 14—32, fere 17—24 μ longis, 12—23, fere 16—19 μ latis, longitudine media 21,70 μ, latitudine media 17,23 μ oogoniis et oosporis ignotis. Habitat *Erucastrum Pollichii* Sch. & Sp.

Peronospora Erysimi.

Synonyme:

Per. parasitica de By. f. *Erysimi cheiranthoides* de Thümen 1872 (nom. nud. in sched. in *de Thümen*, fungi austriaci 938.)

Per. parasitica de By. f. *Erysimi repandi* de Thümen 1873 (nom. nud. in sched in *de Thümen*, fungi austriaci 1135).

Caespitulis densissimis, in caulibus et foliis expansis; conidiophoris fere plurimis (1—8) e stomatibus exeuntibus, 300—600 μ altis, furcis literae sigma similiter curvatis vel irregularibus; conidiis longe ellipsoideis, 12—26, fere 19—22 μ longis, 11—21, fere 14—18 μ latis, longitudine media 20,18 μ, latitudine media 16,10 μ; oogoniis e tunica persistenti formatis, 35—44, fere 37—38 μ diam., oosporis globosis 29—32 μ diam. Habitat *Erysimum crepidifolium* Reichb., *Erys. cheirandoidem* L, *Erys. hieracifolium* L. et *Erys. repandum* L.

Peronospora Hesperidis.

Caespitulis rarissimis, in tergo foliorum expansis; conidiophoris fere plurimis (1—6) e stomatibus exeuntibus, 200—250 μ altis, furcis 25—65 μ longis, literae „sigma" similiter curvatis; conidiis magnis, 19—34, fere 24—28 μ longis, 17—28, fere 21—24 μ latis, longitudine media 26,41 μ, latitudine media 22,28 μ; oogoniis et oosporis ignotis. Habitat *Hesperidem matronalem* L.

Peronospora Isatidis.

Caespitulis densis, in tergo foliorum expansis; conidiophoris singulis vel plurimis (1—4) e stomatibus exeuntibus, 200—250 μ altis, furcis literae „sigma" similiter curvatis vel irregularibus (cf. fig. 22); conidiis ellipsoideis, 14—32, fere 21—26 μ longis, 11—24, fere 17—21 μ latis, longitudine media 22,45 μ, latitudine media 19,33 μ; oogoniis et oosporis ignotis. Habitat *Isatidem tinctoriam* L.

Peronospora Lepidii sativi.

Synonyme:

Per. parasitica de By. f. *Lepidii*, G. Winter 1869 (nom. nud. in sched. Herb. Mus. Berol.)

Ceaspitulis densis, in foliis, caulibus et ramis expansis; conidiophoris singulis vel plurimis (1—6, fere 3—4) e stomatibus exeuntibus, 300–500 μ altis, furcis 15—70 μ longis, literae „sigma" similiter curvatis; conidiis late ellipsoideis, 16—28, fere 19—26 μ longis, 16—24, fere 18—21 μ latis, longitudine media 22,34 μ, latitudine media 19,18 μ; oogonis e tunica persistenti formatis, 40—53, fere 46—50 μ diam., oosporis globosis, 29—41, fere 32—35 μ diam. Habitat *Lepidium campestre* (L) RBr., *Lep. Drabam* L., *Lep. latifolium* L. (?), *Lep. ruderale* L. et *Lep. sativum* L.

Nach Wilson 1914, p. 199) würde die Form auf *Lep. ruderale* so gut wie diejenige auf *Lep. apetalum* zu seiner *Per. Lepidii* gehören. Das mir zur Verfügung stehende, freilich spärliche Material von *Peronospora* auf *Lep. ruderale* zeigte aber entschieden den Charakter der Form auf *Lep. sativum.*

Peronospora Lepidii virginici.

Synonyme:

Per. parasitica Lepidii Mc. Alpine (1895, p. 221) (?). *Per. Lepidii (Mc. Alp.)* Wilson (1914, p. 198) ex parte.

Caespitulis densis, in tergo foliorum expansis; conidiophoris plurimis (7—9) coalitis, 200 μ altis, furcis literae „sigma" similiter curvatis, sed parte ultima rami longioris inflexis (cf. fig. 23); conidiis longe ellipsoideis, 19–37, fere 24—30 μ longis, 14—24, fere 16–21 μ latis, longitudine media 27,52 μ, latitudine media 18,35 μ; oogoniis e tunica persistenti formatis, 40 - 52, fere 48 μ diam., oosporis globosis, 25—42, fere 32 μ diam. Habitat *Lepidium virginicum* L.

Peronospora Lunariae.

Caespitulis raris, in tergo foliorum expansis; conidiophoris singulis vel plurimis stomatibus exeuntibus, 200—600 μ altis, furcis undulatis vel literae „sigma" similiter curvatis, sed parte ultima utrorum ramorum inflexis, 50—90 μ longis (cf. fig. 24); conidiis

magnis, 19—31, fere 24—27 μ longis, 16—21, fere 21—24 μ latis, longitudine media 25,85 μ, latitudine media 21,74 μ; oogoniis e tunica persistenti formatis, 40—75, fere 26—64 diam., oosporis globosis, 29—42, fere 32—35 μ diam. — Habitat *Lunariam annuam* L. et *Lunariam redivivam* L.

Peronospora Matthiolae.

Synonyme:

Per. parasitica de By. f. *Matthiolae annuae* de Thümen 1875 (nom. nud. in sched. Herb. Mus. Berol.)

Per. parasitica (Fr.) de By. f. *Matthiola annuae* Roumguère 1884 (nom. nud. in sched. in Fungi Gallici exsicc. 3137).

Caespitulis rarissimis, in tergo foliorum expansis; conidiophoris plurimis (3—5) coalitis, 300 μ altis, furcis fere 40—60 μ longis, literae „sigma" similiter curvatis; conidiis late ellipsoideis, 12—24, fere 16—22 μ longis, 9—21, fere 14—19 μ latis, longitudine media 18,93 μ, latitudine media 16,23 μ; oogoniis et oosporis ignotis. Habitat *Matthiolam incanum* RBr.

Peronospora Nesleae.

Synonyme:

Per. parasitica Tul. f. *Nesliae* Schneider (nom. nud. in sched. Herb. Mus. Berol.)

Per. parasitica de By. f. *Nesliae* de Thümen 1872 (nom. nud. in sched. de Thümen fungi austriaci 650).

Per. parasitica Ung. f. *Nesliae* Schneider (Rabh., Fungi europ. 794.)

Caespitulis densissimis, in toto tergo foliorum expansis; conidiophoris singulis e stomatibus exeuntibus, gracilibus, 180—600 μ altis, furcis 30—60 μ longis, irregulariter vel literae „sigma" similiter curvatis, sed parte ultima longioris rami inflexis; conidiis late ellipsoideis, 12—24, fere 16—19 μ longis, 11—19, fere 14—17 μ latis, longitudine media 16,98 μ, latitudine media 15,65 μ; oogoniis e tunica persistenti formatis, frequentissimis in foliis veteribus, 32—49, fere 35—38 μ diam., oosporis globosis, 24—32, fere 27—29 μ diam. Habitat *Nesleam paniculatam* (L) Desv.

Peronospora Roripae islandicae.

Synonyme:

Per. Lepidii (Mc. Alp.) Wilson 1914 (p. 199) ex parte.

Caespitulis densissimis, in tergo foliorum expansis; conidiophoris plurimis (3—6) e stomatibus exeuntibus, 250—400 μ altis, furcis rectangulis, paene rectis, 10—40 μ longis (cf. fig. 27); conidiis parvis, 11—23, fere 14—19 μ longis, 9—19, fere 13—16 μ latis, longitudine media 16,62 μ, latitudine media 13,79 μ; oogoniis et oosporis ignotis. Habitat *Roripam islandicam* (Meder) Schinz et Thellung et *Roripam silvestrem* (L) Besser.

Peronospora Nasturtii montani.

Caespitulis raris, in tergo foliorum expansis; conidiophoris singulis stomatibus exeuntibus, 350–400 μ altis, truncis crassis (15 μ diam.), ramis undulatis, furcis literae „sigma" similiter curvatis, conidiis maximis, 19—36, fere 24—30 μ longis, 16—31, fere 21—27 μ latis, longitudine media 27,81 μ, laditudine media 24,16 μ; oogoniis et oosporis ignotis. Habitat *Nasturtium montanum* Wal.

Peronospora Nasturtii aquatici.

Caespitulis raris, in tergo foliorum expansis; conidiophoris plurimis e stomatibus exeuntibus, furcis irregularibus vel literae „sigma" similiter curvatis; conidiis late ellipsoideis 10—17, fere 11—14 μ longis, 8—13, fere 9—12 μ latis, longitudine media 20,32 μ, latitudine media 17,07 μ; oogoniis et oosporis ignotis. Habitat *Roripam Nasturtium aquaticum* (L) Beck.

Peronospora Coronopi.

Synonyme:

Per. Lepidii (Mc. Alp.) Wilson 1914 (p. 199) ex parte.

Caespitulis densissimis, in tergo foliorum expansis; conidiophoris plurimis (4—6) coalitis, 250—400 μ altis, furcis literae „sigma" similiter curvatis, sed parte ultima rami longioris inflexis; conidiis longe ellipsoideis, mutabilibus, 14—31, fere 21—27 μ longis, 11—24, fere 16—19 μ latis, longitudine media 23,16 μ, latitudine media 18,01 μ; oogoniis et oosporis ignotis. Habitat *Coronopum didymum* (L) Smith (*Senebiera pinnatifida* DC.).

Peronospora Sisymbrii intermedii.

Caespitulis raris, in caulibus et inflorescentiis expansis; conidiophoris plurimis (3—5) coalitis, 200—400 fere 300 μ altis, furcis parvissimis, 10—15 μ longis, fere literae „sigma" similiter curvatis, saepe una ex parte nascentibus (cf. fig. 33); conidiis ellipsoideis, 16—29, fere 21—26 μ longis, 12—23, fere 16—21 μ latis, longitudine media 22,82 μ, latitudine media 18,38 μ; oogoniis et oosporis ignotis. Habitat *Sophiam intermediam* Rydb.

Peronospora Sisymbrii Loeselii.

Caespitulis rarissimis, in tergo foliorum expansis; conidiophoris singulis vel plurimis stomatibus exeuntibus, 200—250 μ altis, furcis 15—60 μ longis, literae „sigma" similiter curvatis vel irregularibus, conidiis fere globosis, 12—24, fere 16—21 μ longis, 11—21, fere 14—19 μ latis, longitudine media 18,83 μ, latitudine media 16,51 μ; oogoniis et oosporis ignotis. Habitat *Sisymbrium Loeselii* L.

Peronospora Sisymbrii officinalis.

Synonyme:

Per. parasitica Pers. f. *Sisymbrii* Schneider 1864 (nom. nud. in sched. Herb. schles. Pilze 17).

Per. parasitica de By. f. *Sisymbrii* G. Winter 1871 (nom. nud. in sched. Herb. Mus. Berol.

Caespitulis densis, in siliquis et in tergo foliorum expansis; conidiophoris plurimis (4—6) e stomatibus exeuntibus, 250—400 μ longis, furcis literae „sigma" similiter curvatis, sed parte ultima rami longioris fere inflexis (cf. fig. 34); conidiis late ellipsoideis 12,28, fere 18—24 μ longis, 11—26, fere 16—21 μ latis, longitudine media 20,80 μ, latitudine media 17,76 μ; oogoniis e tunica persistenti formatis, 40—53, fere 41—50 μ diam., oosporis globosis, 27—34, fere 29—32 μ diam. Habitat *Sisymbrium Irio* L., *Sis. officinale* (L) Scop. et *Sis. pannonicum* Jacq.

Peronospora Sisymbrii orientalis.

Caespitulis densis, in tergo foliorum expansis; conidiophoris singulis vel binis e stomatibus exeuntibus, 300—350 μ altis, furcis 20—70 μ longis, literae „sigma" similiter curvatis (cf. fig. 35); conidiis ellipsoideis, 16—27, fere 22—26 μ longis, 14—26, fere 19—22 μ latis, longitudine media 23,17 μ, latitudine media 20,49 μ; oogoniis et oosporis ignotis. Habitat *Sisymbrium orientale* L.

Peronospora Sophiae pinnatae.

Caespitulis densissimis, in caulibus, inflorenscentibus et in tergo foliorum expansis; conidiophoris plurimis (3—8) e stomatibus exeuntibus, gracilibus, 450—650 μ altis, furcis brevibus, literae „sigma" similiter curvatis; conidiis late ellipsoideis, 12—26, fere 18—22 μ longis, 11—24, fere 16—21 μ latis, longitudine media 19,95 μ, latitudine media 18,19 μ; oogoniis et oosporis ignotis. Habitat *Sisymbrium incisum* Engelm. et *Sophiam pinnatam* Howell.

Peronospora Sisymbrii Sophiae.

Caespitulis raris, in tergo foliorum expansis; conidiophoris singulis vel plurimis (1—4) e stomatibus exeuntibus, 200—250 μ altis, furcis inaequalibus, fere 20 μ longis, forcipi vel literae „sigma" similiter curvatis; conidiis longe ellipsoideis, 19—34, fere 24—30 μ longis, 12—26, fere 18—22 μ latis, longitudine media 27,05 μ, latitudine media 19,81 μ; oogoniis e tunica persistenti formatis, 43—55, fere 49—52 μ diam., oosporis globosis, 33—35 μ diam, Habitat *Sisymbrium Sophiam* L. et fortasse *Sisymbrium canescens* Nutt.

Peronospora Arabidopsidis.

Synonyme:

Per. parasitica Pers. f. *Sisymbrii Thaliani* Schneider 1865 (nom. nud. in sched. Rabh. Fungi europ.. 1364 et Schneider, Herb. Schles. Pilze 18.)

Caespitulis raris, in tergo foliorum expansis; conidiophoris singulis e stomatibus exeuntibus, 400 μ altis, furcis 10—60 μ longis, literae „sigma" similiter curvatis; conidiis parvulis, fere globosis, 9—24, fere 14—19 μ longis, 9—21, fere 13—19 μ latis, longitudine media 16,30 μ, latitudine media 14,50 μ; oogoniis et oosporis ignotis. Habitat *Arabidopsidem Thalianam* (L) Heynhold [*Stenophragma Thalianum* (L.) Cel.].

Peronospora Teesdaleae.

Caespitulis raris, in tergo foliorum expansis; conidiophoris singulis e stomatibus exeuntibus, fere 300—400 μ altis, furcis literae „sigma" similiter curvatis, sed parte ultima rami longioris inflexis; conidiis late ellipsoideis, 11—17, fere 12—15 μ longis, 9—14, fere 11—13 μ latis, longitudine media 21,25 μ, latitudine media 18,62 μ. Oogoniis et oosporis ignotis. Habitat *Teesdaleam nudicaulem* (L) RBr.

Peronospora Thlaspeos alpestris.

Caespitulis raris, in tergo foliorum expansis; conidiophoris singulis e stomatibus exeuntibus, parvis, 120—250 μ altis, ramis undulatis, furcis literae „sigma" similiter curvatis (cf. fig. 40); conidiis ellipoideis, 13—27, fere 19—24 μ longis, 12—23, fere 16—19 μ latis, longitudine media 20,81 μ, latitudine media 18,13 μ; oogoniis et oosporis ignotis. Habitat *Thlaspi alpestre* L.

Peronospora Thlaspeos arvensis.

Synonyme:

Per. parasitica Pers. f. *Tlhaspeos* Schneider 1864 (nom. nud. in sched. Herb. Schles. Pilze 14).

Per. parasitica de By. f. *Thlaspeos arvensis* de Thümen 1873 (nom. nud. in sched. in *de Thümen.* fungi austriaci 936, et 1874 in *de Thümen,* Mycotheca universalis 48).

Caespitulis raris, in caulibus, siliquis et in tergo foliorum expansis; conidiophoris singulis vel plurimis e stomatibus exeuntibus, 250—400, fere 300 μ altis, ramis undulatis, furcis literae „sigma" similiter curvatis vel variabilibus; conidiis late ellipsoideis, mutabilibus, 17—32, fere 24—29 μ longis, 14—26, fere 18—22 μ latis, longitudine media 25,45 μ, latitudine media 20,13 μ; oogoniis e tunica persistenti formatis, 54—59 μ diam., oosporis globosis, 35—37 μ diam. Habitat *Thlaspi arvense* L.

Peronospora Thlaspeos perfoliati.

Synonyme:

Per. parasitica de By. f. *Thlaspeos perfoliati* de Thümen 1872 (nom. nud. in sched., in *de Thümen,* fungi austriaci 407).

Per. ochloreuca Ces. f. *Thlaspi* Fuckel ex parte (nom nud. in sched. Fungi rhenani 8).

Caespitulis densis, in caulibus et in tergo foliorum expansis; conidiophoris plurimis (6—8) e stomatibus exeuntibus, 250—300 μ altis, furcis 15—80 μ longis, literae „sigma" similiter curvatis; conidiis late ellipsoideis, 12—27, fere 16—21 μ longis, 11—19, fere 16—18 μ latis, longitudine media 18,84 μ, latitudine media 16,34 μ; oogoniis e tunica persistenti formatis, frequentissimis in foliis veteribus, fere 43—48 μ diam., oosporis globosis, 30—34 μ diam. Habitat *Thlaspi perfoliatum* L.

Peronospora Turritidis.

Caespitulis raris, in tergo foliorum expansis; conidiophoris singulis vel plurimis e stomatibus exeuntibus, 250—300 μ altis, furcis literae „sigma" similiter curvatis vel irregularibus (cf. fig. 43); conidiis late ellipsoideis, 12—24, fere 16—21 μ longis, 11—21, fere 14—18 μ latis, longitudine media 18,94 μ, latitudine media 16,37 μ; oogoniis et oosporis ignotis. Habitat *Turritem glabram* L.

Zitierte Literatur.

Baur, E., Einführung in die experimentelle Vererbungslehre. 2. Aufl. Berlin 1914.

Berlese, A. N., et J. B. de Toni, *Phycomyceteae.* (Saccardo, Sylloge Fungorum. T. VII. 1888.)

Berlese, A. N., Icones fungorum. Fasc. I. *Peronosporaceae.* 1898.

— Saggio di una monografia delle Peronosporacee. 1898. (Riv. di Patol. veget. Vol. X. Portici 1904.)

Blyss, A., Bidrag til kundskaben om Norges soparter. IV. (Christiania Vid.-Sels. Forh. 1896.)

Corda, A. C., Icones fungorum hucusque cognitorum. T. V. Pragae 1842.

De Bary, A., Recherches sur le développement de quelques champignons parasites. (Ann. d. scienc. nat. Botan. 1863.)

— Zur Kenntnis der Peronosporeen. (Bot. Zeitg. Bd. 39. 1881.)

Eberhardt, A., Contribution à l'étude de *Cystopus candidus* Lév. (Centralbl. f. Bakt. Abt. II. Bd. 12. 1904.)

Fischer, A., *Phycomycetes.* (Rabenhorsts Kryptogamenflora. Bd. 1. Abt. IV. Leipzig 1892.)

Fischer, E., Die Uredineen der Schweiz. (Beitr. z. Krypt.-Flora d. Schweiz. Bd. 2. H. 2. 1904.)

— Der Speziesbegriff und die Frage der Spezies-Entstehung bei den parasitischen Pilzen. (Verhandl. d. schweiz. naturf. Gesellsch. 98. Jahresvers. in Schuls. 1916.

Fries, E., Systema mycologicum sistens Fungorum ordines, genera et species Vol. III. Gryphiswaldae 1829.

Gaßner, G., Untersuchungen über die Abhängigkeit des Auftretens der Getreideroste vom Entwicklungszustand der Nährpflanze und von äußeren Faktoren. (Centralbl. f. Bakt. Abt. II. Bd. 44. 1915.)

Gäumann, E., Zur Kenntnis der *Peronospora parasitica* (Pers.) Fries. Vorl. Mitt. (Centralbl. f. Bakt. Abt. II. Bd. 45. 1916.)

Halsted, B. D., Report of the Botanical Departement. (Ann. Rep. New-Jersey. Agric. Exp. Stat. 1891.)

Hayek, A., Entwurf eines Cruciferen-Systems auf phylogenetischer Grundlage. (Beih. z. Bot. Centralbl. Abt. I. Bd. 27. 1911.)

Hooker et Jackson, Index Kewensis. Plantarum Phanerogamarum nomina et synonyma etc. Oxonii 1904.

Jakob, G., Zur Biologie *Geranium* bewohnender Uredineen. (Centralbl. f. Bakt. Abt. II. Bd. 44. 1915.)

Jaczewski, A., Mycologische Flora des europäischen u. asiatischen Rußland. Bd. I: Peronosporeen. (Material. z. Kenntnis d. Fauna u. Flora d. Russ. Reiches. Botan. Abt. H. 4. 1901.) [Russ.]

Jaap, O., Pilze bei Bad Nauheim in Oberhessen. (Annal. Mycol. XII. 1914.)

— Beitrag zur Kenntnis der Pilze Dalmatiens. (Annal. Mycol. XIV. 1916.)

Johannsen, W., Elemente d. exakten Erblichkeitslehre. 1913.

Lagerheim, G., Mikologiska Bidrag. (Botan. Notiser. 1884.)

Lind, J., Danish Fungi as represented in the Herbarium of E. Rostrup. 1913.

Magnus, P., Das Auftreten der *Peronospora parasitica*, beeinflußt von der Beschaffenheit und dem Entwicklungszustande der Wirtspflanzen. (Ber. d. Deutsch. Bot. Ges. Bd. 12. 1894.)

— Die Peronosporeen der Mark Brandenburg. (Abhandl. d. Bot. Ver. d. Prov. Brandenburg. Bd. 35. 1894.)

— Nachtrag zu der Aufzählung der Peronosporeen der Mark Brandenburg. (Abhandl. d. Bot. Vereins d. Prov. Brandenburg. Bd. 38. 1896.)

Massee, G. J., Mildews, rusts and smuts. A synopsis of the families *Peronosporaceae* etc. London (Dulau & Co.) 1913.

Martius, C. Fr. Ph., Flora cryptogamica Erlangensis sistens vegetabilia e classe ultima Linn. etc. Norimbergae 1817.

Migula, W., Kryptogamenflora von Deutschland etc. Bd. 3: Pilze. T. 1. Gera R. 1910.

Müller, Wilh., Zur Kenntnis der *Euphorbia* bewohnenden Melamsporen. (Centralbl. f. Bakt. Abt. II. Bd. 19. 1907.)

Persoon, C. H., Observationes mycologicae seu descriptiones tam novorum quam notabilium fungorum. P. I. Lipsiae (P. Ph. Wolf) 1796.

Prantl, K., Cruciferae. (Engler u. Prantl, Die natürl. Pflanzenfamilien. T. III. Abt. 2. Leipzig 1891.)

Rytz, W., Pilzexperimente. (Mikrokosmos. Bd. 8. 1914—15. Nr. 2.)

Schmidt, E., Über die Formen der *Erysiphe Polygoni*. Vorl. Mitt. (Mycol. Centralbl. Bd. 3. 1913.)

Schrenk, H., On the occurence of *Peronospora parasitica* on cauliflower. (Missouri Bot. Garden. Ann. Rep. Vol. XVI. 1905.)

Schröter, J., Kryptogamenflora von Schlesien. Bd. III. H. 1: Pilze. Breslau 1889.

Spegazzini, C., Phycomyceteae Argentinae. (Rev. Argent. Hist. Nat. I. 1891.)

Sydow, H. u. P., u. E. J. Butler, Fungi Indiae orientalis. IV. (Annal. Mycol. X. 1912.)

— — Fungi Indiae orientalis. II. (Annal. Mycol. V. 1907.)

Unger, F., Botanische Beobachtungen. IV. Beitrag zur Kenntnis der in der Kartoffelkrankheit vorkommenden Pilze und der Ursache ihres Entstehens. (Bot. Zeitg. Bd. 5. 1847. Nr. 18.)

Wilson, G. W., The *Peronosporales* of Indiana. (Proced. Indiana Acad. of science. Indianapolis 1907.)

— Studies in North American *Peronosporales* III. (Bull. Torr. Bot. Club. Vol. XXXV. 1908.)

Wilson, G. W., Studies in North American *Peronosporales*. VI. (Mycologia. 1914.)

Winogradsky, S., Beiträge zur Morphologie und Biologie der Bakterien, I. Schwefelbacterien. Leipzig 1888.

Zimmermann, H., Verzeichnis der Pilze aus der Umgebung von Eisgrub. (Verhandl. d. naturf. Ver. in Brünn. Bd. 47. 1908.)



